Ueberreicht von den Verfassern.

(Aus dem anatomischen Institut der Jagellonischen Universität in Krakau.)

Ueber das Verhältniss der Centrosomen zum Protoplasma.

Von

K. Kostanecki und **M. Siedlecki.**

Mit zwei Tafeln.

Bonn 1896

Sonder-Abdruck aus dem Archiv für mikr. Anatomie Bd. 48

Verlag von Friedrich Cohen.

(Aus dem anatomischen Institut der Jagellonischen Universität in Krakau.)

Ueber das Verhältniss der Centrosomen zum Protoplasma.

Von

K. Kostanecki und **M. Siedlecki.**

Mit zwei Tafeln.

Bonn 1896

Sonder-Abdruck aus dem Archiv für mikr. Anatomie Bd. 48

Verlag von Friedrich Cohen.

(Aus dem anatomischen Institut der Jagellonischen Universität in Krakau.)

Ueber das Verhältniss der Centrosomen zum Protoplasma[1]).

Von

K. Kostanecki und **M. Siedlecki.**

Hierzu Tafel X und XI.

Die Untersuchungen über die Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala haben eine epochemachende Rolle in der cytologischen Literatur gespielt. Die Arbeiten von van Beneden und Boveri über dieses Objekt haben nicht nur einen mächtigen Umschwung in unseren Vorstellungen von der Befruchtung

1) Vorgetragen in der Sitzung der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der Akademie der Wissenschaften in Krakau vom 4. März 1896 sowie während der Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Berlin am 20. April 1896, woselbst die entsprechenden Präparate demonstrirt wurden.

hervorgerufen, sondern sie haben auch einen bedeutenden Einfluss auf die Begriffe über den Bau der Zelle und den Mechanismus der Zelltheilung überhaupt ausgeübt, sie haben den Impuls zu mancher hervorragenden Untersuchung und zu manchen bedeutenden Errungenschaften gegeben, die seit dem Erscheinen dieser Arbeiten im Jahre 1884—1888 erzielt worden sind. Während sich aber der Einfluss der Kenntnisse über den Befruchtungsvorgang bei Ascaris megalocephala in allen neueren Zellstudien wiederspiegelt, haben umgekehrt die an anderen Objekten gewonnenen Vorstellungen in keiner Weise auf die Beurtheilung der Zellstructur des befruchteten Ascariseies zurückgewirkt. Und so war es denn unausbleiblich, dass der Augenblick kommen musste, wo sich entweder die Nothwendigkeit einer genaueren Prüfung der im befruchteten Ei von Ascaris megalocephala auftretenden Structuren ergeben musste, oder aber, wie dies leicht erklärlich ist, sich in manchen Punkten ein schroffer Gegensatz zwischen den vor mehr als 8 Jahren an Ascaris megalocephala gewonnenen Resultaten und den neueren Ergebnissen der Zellforschung ergeben musste. Ersteres ist bisher nicht geschehen, dagegen hat letzteres einen recht prägnanten Ausdruck in der Polemik zwischen M. Heidenhain und Boveri gefunden. M. Heidenhain hat auf Grund seiner Studien an Leucocyten von Wirbelthieren, die mit einer äusserst subtilen Untersuchungsmethode ausgeführt sind, manche anregenden und neuen Vorstellungen in die Lehre von dem Bau des Zellleibes und von der Mechanik der Mitose gebracht, dabei aber den von Boveri in die Wissenschaft eingeführten Begriff des Archoplasma sowie seine Vorstellung von den Centralkörpern (Centrosomen) in mancher Hinsicht angefochten. In seiner Antwort erhält Boveri seine sämmtlichen früheren an Ascaris gewonnenen Resultate aufrecht und spricht den von M. Heidenhain vertretenen Anschauungen bezüglich des Baues des Protoplasma, bezüglich der Centrosomen u. s. w. die Berechtigung auf allgemeine Geltung entschieden ab.

Bei dieser in der Form sehr scharfen Discussion musste es sofort auffallen, dass die Grundlage für die Untersuchungen der beiden Autoren ein grundverschiedenes Untersuchungsobjekt abgab und dass auch die angewandten Methoden absolut verschieden waren.

Während Boveri sich auf Beobachtung der Vorgänge in hoch differenzirten Zellen, nämlich den Eizellen, stützte, dienten M. Heidenhain die Leucocyten „das Prototyp der Metazoenzelle“ als Ausgangspunkt seiner Auffassungen über die Zellstructur. Sodann behandelten die Arbeiten Boveris den complicirten und besonderen Vorgang der Befruchtung, während Heidenhain die Leucocyten vor allem im Zustande der Ruhe und im Anschluss daran während der Mitose studirte. — Boveri untersuchte die befruchteten Eier in toto, Heidenhain sein Objekt an feinen Schnitten von nur 5 μ Dicke, — Boveri hat dabei verhältnissmässig (natürlich vom Standpunkte der jetzigen, nicht der damaligen Technik) einfache Fixirungs- und Färbungsmethoden angewandt, während M. Heidenhain zu seinen Resultaten „durch bewundernswerthe Sorgfalt mikroskopischer Feinarbeit sowie durch Ausbildung eines höchst werthvollen technischen Verfahrens“, wie Boveri selbst sich ausdrückt, gelangt ist. — Aber auch diese von Heidenhain ausgearbeitete Technik, die Boveri in seiner letzten Arbeit für befruchtete Seeigeleier angewandt hat, hat ihm Resultate ergeben, die von denen Heidenhains ganz beträchtlich abzuweichen, dagegen mit den früher bei Ascaris gewonnenen Bildern übereinzustimmen schienen.

In den Arbeiten der beiden Forscher sind die wichtigsten Probleme der Cytologie berührt, und jeder, der in diesem Gebiet arbeitet, wird seit diesen Publicationen nicht umhin können, bei jeder Zelluntersuchung zu den daselbst berührten Fragen Stellung zu nehmen. Ein je grösserer Kreis von Fachgenossen dies thut, je umfangreicher ihr Untersuchungsmaterial und je genauer die Untersuchungsmethoden, je präciser und je entschiedener der von ihnen vertretene Standpunkt formulirt wird, desto eher dürfen wir hoffen, eine einheitliche und allgemeingültige „Theorie“ der Zellstructur, der Mechanik der Mitose sowie des Befruchtungsvorganges erreichen zu können.

Da wir eine grössere Summe von Beobachtungen an ruhenden und mitotisch sich theilenden Zellen und zwar gerade derjenigen sowohl, die M. Heidenhain als Grundlage zu seinen Untersuchungen dienten, nämlich den Leucocyten (Siedlecki), als auch manchen anderen Gewebszellen, sodann an reifenden und befruchteten sowie sich furchenden Eiern vom Seeigel

(Kostanecki), ferner von Physa fontinalis (Kostanecki und Wierzejski) hatten, so beabsichtigten wir, an dem Material eine Besprechung allgemeinerer Probleme der Zellstructur zu geben; aber vom ersten Augenblick sahen wir ein, dass eine erspriessliche Besprechung und eine eventuelle Lösung der Fragen nicht zu erzielen ist, ohne Erfüllung der ersten, wir möchten sagen, Pflicht, nämlich ohne eine eingehende, mit den Hülfsmitteln der neueren histologischen Technik vorgenommene Nachuntersuchung der im befruchteten Ei von Ascaris megalocephala wahrnehmbaren Zellstructuren. Bei dieser Nachuntersuchung hat sich eine Reihe von Thatsachen ergeben, so dass es uns zweckmässig schien, die Ergebnisse der Untersuchung an diesem klassischen Objekt als besonderen Abschnitt vorangehen zu lassen, während wir die allgemeineren daraus sich ergebenden Folgerungen unter Heranziehung von anderem Untersuchungsmaterial folgen lassen.

I. Theil.

Die im befruchteten Ei von Ascaris megalocephala wahrnehmbaren Zellstructuren.

Untersuchungsmethode.

Nach den verschiedensten Vorversuchen bedienten wir uns zur Untersuchung der befruchteten Eier und der Furchungszellen von Ascaris megalocephala vor allem der nachfolgenden Fixirungsmethoden: 1. Sublimat heiss in physiologischer Kochsalzlösung bis zur Sättigung gelöst und abgekühlt. 2. Einer Mischung von Sublimat und HNO_3—3% ää. 3. Lösung von gleichen Volumtheilen Sublimat, HNO_3—3% (oder Eisessig) und Alkohol absolutus. 4. Reine 3% Salpetersäure, und endlich 5. Pikrin-Essigsäure nach Boveri.

Bei allen den Fixirungsflüssigkeiten war das Verfahren ein und dasselbe. Die möglichst rasch, aus lebenden und frischen Thieren auspräparirten Eileiter wurden in toto oder (seltener) in Stücke zertheilt, auf 24 Stunden in Flüssigkeit eingelegt, dann in Alkohol von 30 oder 50% resp. 70% je nach dem Fixirungsmittel übertragen. Falls die Fixirung mit Sublimat geschah, wurden dem Alkohol kleine Mengen Jodtinktur zugesetzt. Dann wurden die Stücke in Alkohol von steigender Concentra-

tion (50—70—90—95%), dann in Alkohol absolutus auf je 24 Stunden übertragen.

Die Objekte, die in toto gefärbt und in Glycerin untersucht werden sollten, kehrten nun wiederum durch die Alkohole verschiedener Concentration in Alkohol von 30% zurück und wurden sodann in die Farbstofflösung gebracht. Aus dieser kamen sie in stark mit Wasser verdünntes Glycerin (mit oder ohne kleine Mengen eines protoplasmatischen Farbstoffes), das allmählich verdunstete und sich so concentrirte. Nach einigen Tagen erst sind die Präparate gut aufgehellt und können aufbewahrt werden.

Viel mehr Schwierigkeiten bietet die Einbettung der Eier in Paraffin: Aus Alkohol absolutus kamen die Präparate in ein Gemenge von $^1/_3$ Volumtheil Chloroform mit $^2/_3$ Alkohol abs., dann $^2/_3$ Chloroform, $^1/_3$ Alkohol und endlich reines Chloroform. In dem Chloroform, in dem sich die vollen Eileiter befanden, liessen wir nun kleine Stückchen von Paraffin (48° C. schmelzbar) sich k a l t auflösen, bis wir zu einer kalt koncertrirten Lösung von Chloroform-paraffin gelangen. Dann stellten wir die Gläser mit den Objekten in Temperatur von ungefähr 30° C. (z. B. auf die obere Fläche des Termostates, der auf 48° regulirt war) und gaben wiederum Paraffinstückchen hinzu, bis zur Concentration. Dabei muss man aber beachten, dass sich das Paraffin stets mit Chloroform gut menge. Dann liessen wir die Temperatur auf 40° allmählich steigen und übertrugen die Objekte in Chloroformparaffin āā, nach einigen Stunden bei steigender Temperatur in ein Gemenge von $^3/_4$ Paraffin und $^1/_4$ Chloroform und endlich in Paraffin von 48°, dann in ein Gemenge von zwei bei 48° und 52° schmelzbaren Paraffinsorten, worauf sie eingebettet wurden. Hierbei muss man beachten, dass die Eier nicht länger als höchstens 8 Stunden der Temperatur über 35° ausgesetzt werden, sonst treten starke Schrumpfungen ein. Die grössten Schwierigkeiten bietet bei der Einbettung die harte und dicke Zona pellucida der Eier, die bei verunglückten Präparaten sich so stark zusammenzieht, dass sie eine Hohlkugel bildet. Kleine Zusammenziehungen schaden den Eiern nicht. Die eingebetteten Eier sind kleiner als die in toto in Glycerin aufbewahrten. Dies beruht einerseits auf einer sehr leichten und s e h r g l e i c h m ä s s i g e n Zusammenziehung des in Wärme eingebetteten Zell-

leibes, andererseits darauf, dass die Präparate in Glycerin leicht und auch ganz gleichmässig aufquellen. Weder die gleichmässige geringe Zusammenziehung des Zellleibes noch eine leichte Quellung in Glycerin beeinträchtigt jedoch den Werth des Bildes im Geringsten. Gut eingebettete Präparate kann man mit Leichtigkeit in Serienschnitte von 5 μ zerlegen; zum Theil fertigten wir jedoch absichtlich, um grössere Theile des Zellleibes auf einem Schnitt zu erhalten, Schnitte von 8--10 μ an. — Die mit Wasser auf dem Objektträger aufgeklebten Präparate haben wir mit verschiedenen Methoden gefärbt. Die besten Resultate für unseren Zweck gab die Färbung mit Hämatoxylin-Eisenlack nach Heidenhain mit vorhergehender Vorfärbung mit Bordeaux. An gut vorgefärbten und sorgfältig differenzirten Bordeaux-Eisen-Hämatoxylinpräparaten war die Färbung der Centrosomen ganz distinct spezifisch. Es nahmen, abgesehen von den Chromosomen, keine anderen Körnchen im Zellleibe die schwarze Farbe an.

Zur Färbung der Protoplasmastructuren bedienten wir uns ausser der obigen Methode noch der Ehrlich-Biondischen 3-Farbenmischung (angesäuert oder mit ein paar Tropfen Jodtinktur) oder einer schwachen Lösung von Eosin-Orange (12 Stunden), die nach vorhergehender Kernfärbung angewandt wurde.

Die in toto aufbewahrten Präparate waren vornehmlich mit Böhmer-Hansen'schem Hämatoxylin gefärbt; hierbei erzielten wir eine gute Protoplasmafärbung durch Aufbewahrung in sehr schwacher Eosin - Orange - Glycerin Lösung. Ganz vorzügliche Bilder lieferte auch die Tinktion mit „Kernschwarz". Nicht nur das Chromatin, sondern auch die Centrosomen waren sehr schön sichtbar und auch das Protoplasma gewann einen grauen Ton, der die radiäre Anordnung des Mitoms vorzüglich hervortreten liess; ein kleiner Zusatz von Eosin-Glycerin hob dieselbe noch mehr hervor.

Untersucht wurden die Präparate mit Zeiss Apochromat. Homog. Immers. 2,00 mm 1,30. Ocular 4, 6, 8; gezeichnet wurden die Schnittbilder[1]) mit Ocular 6, die Eier in toto mit Ocular 4 vermittelst des Zeichenapparates.

---

1) Unter den beigegebenen Figuren ist nur in Fig. 18—25 der Farbenton wiedergegeben, den die Bilder unter dem Mikroskop geben. In anderen Figuren dagegen wurde, um die Herstellungskosten der

Wenn wir auch die Besprechung der an Ascaris megalocephala gewonnenen Resultate hier vorangehen lassen, so möchten wir doch von vorne herein bemerken, dass wir nicht eine eingehende Beschreibung und Erörterung des ganzen Reifungs- und Befruchtungsvorganges bei Ascaris zu liefern gedenken, der ja in so vielen Arbeiten eine umfangreiche Besprechung erfahren hat, sondern wir wollen lediglich die Structur des Zellleibes und die Erörterung der diesbezüglichen gerade in der neuesten Zeit aufgeworfenen Fragen und Controversen cytologischer Natur im Auge behalten. Deswegen haben wir hier auch die betreffenden Zellstructuren erst von dem Augenblick an näher untersucht, wo der eigentliche Befruchtungsvorgang als solcher abgeschlossen ist (vergl. darüber unten) und die gewöhnliche Mitose im befruchteten Ei beginnt.

Dem Reifungs- und Befruchtungsprocess selbst beabsichtigen wir eventuell besondere Bemerkungen zu widmen, hier möchten wir nur hervorheben, dass der eigentliche Befruchtungsprocess, d. h. das Eindringen des Samenfadens, Wanderung desselben gegen die Eimitte, Entwickelung des protoplasmatischen Hofs und dann Lagerung desselben vor dem Spermakern im besten Einklange steht mit dem, was wir bei anderen Thieren kennen; ja die Verhältnisse scheinen uns hier sogar in gewisser Hinsicht einen primitiveren Zustand aufzuweisen, indem der Spermakern nicht als „nackter" Kern in die Eizelle gelangt, sondern eine starke und deutliche protoplasmatische Hülle aufweist, woraus sich einige Eigenthümlichkeiten in den Anfangsstadien erklären.

Tafeln nicht übermässig zu erhöhen, eine Farbe angewandt. In der speciellen Figurenerklärung ist bei jeder Figur die Färbung des Präparats angegeben.

Bei der Demonstration der Präparate während der Versammlung der anatomischen Gesellschaft haben wir auch eine Reihe von diesbezüglichen Photographien demonstrirt, die ganz ähnliche Bilder gaben, wie die Photographien v. Erlangers. Derartige Photographien sind sehr wohl im Stande, die Glaubwürdigkeit mancher Angaben und Einzelheiten der Zeichnungen zu erhöhen. Aber gerade für die Entscheidung der subtileren Fragen — und auf diese kommt es ja am meisten an — haben Photographien trotz allem doch nur eine bedingte Bedeutung, da sie die feinsten fürs Auge sichtbaren Details doch nicht wiedergeben können. Wir haben daher auf Reproduktion der Photographien hier verzichtet, um die Tafelzahl nicht übermässig zu erhöhen.

Auch fernerhin erfolgt die Annäherung der Geschlechtskerne, die unterdessen die gleiche Bläschenform angenommen haben, ganz typisch, und es tritt das Stadium ein, wo der dem Spermakern vorangehende Protoplasmahof genau die gleiche Lage zum Ei- wie zum Spermakern, die unterdessen in jeder Beziehung unter einander gleich geworden und von einander überhaupt nicht mehr zu unterscheiden sind, gewonnen hat. — Von dem Augenblick ab, wo der protoplasmatische Hof das gleiche Verhältniss zum Ei- wie zum Spermakern gewonnen hat, halten wir den Befruchtungsprocess als solchen für abgeschlossen[1]). Von dem Augenblick ab werden sich im befruchteten Ascaris-Ei Processe abspielen, die sich durch nichts von einer typischen Mitose unterscheiden.

Die Grenze zwischen dem eigentlichen Befruchtungsprocess und der sich sodann im befruchteten Ei abspielenden Mitose erscheint sogar bei Ascaris viel schärfer, als bei anderen Objekten. Es tritt nämlich nach definitiver Annäherung der Geschlechtskerne (wobei jedoch ihre gegenseitige Lage individuell sehr verschieden sein kann) an dem zwischen ihnen gelegenen protoplasmatischen Hof eine Veränderung auf, die in ähnlicher Weise bei anderen Thieren beobachtet worden ist und kürzlich bei Physa fontinalis von dem einen von uns genau verfolgt wurde[2]). Der

---

1) Der eine von uns hat dies für den Befruchtungsvorgang bei der Physe näher ausgeführt. Dort erscheint der protoplasmatische Hof deutlich strahlig — diese Strahlen stammen aus dem Verbindungsstück des Samenfadens, wachsen aber sodann auf Kosten des Protoplasmas des Eies, das sie fortwährend assimiliren. „Durch diese Assimilation werden schliesslich auch diejenigen Protoplamafäden (oder das Protoplasmanetz) dem Spermacentrosoma zugewendet, welche die Verbindung mit dem Kerngerüst des Eikerns herstellen, während eine solche Verbindung zwischen der Strahlung und dem Spermakern von vorne herein bestand.“

2) Bei Physa theilt sich die Spermastrahlung sehr früh in zwei Theile, die beiden Strahlenkugeln erreichen sehr früh ihren Bestimmungsort, die Copulationsebene; dann erst tritt ein längeres Stadium ein, wo die Vorkerne zu mächtigen Blasen anwachsen, und während der Zeit schwinden die um die beiden Centren gruppirten Strahlensysteme, die früher mächtig den ganzen Zellleib durchsetzten, fast spurlos, so dass es nur an besonders günstig geführten und an besonders günstig gefärbten Schnitten möglich ist, kümmerliche Ueberreste davon aufzufinden, wobei auch die früher viel bedeutenderen Centralkörper nur als kleine

protoplasmatische Hof verkleinert sich allmählich, während unterdessen die Kerne in ihrem Inneren als Vorbereitungsstadium die charakteristischen wohlbekannten Veränderungen durchmachen. Erst gegen Ende derselben tritt der protoplasmatische Hof wieder mit voller Deutlichkeit hervor.

Ebenso wie bei der Physe dürfen wir auch hier annehmen, dass, solange der protoplasmatische Hof die Aufgabe hat, das Spermacentrosoma und den Spermakern dem Eikern zu nähern, solange in ihm der thätige Zustand, die physiologische Erregung herrscht, auch die morphologische Differzirung aufs deutlichste wahrzunehmen ist. Nachdem aber der Zweck erreicht ist, tritt das Vorbereitungsstadium der Kerne ein, wo Bewegungsvorgänge im Protoplasmagerüst nicht stattfinden. Während der Zeit also, wo die Thätigkeit des Protoplasma nicht in Anspruch genommen wird, vertheilt es sich wieder im Zellleib, um dann wiederum, wenn die Kerne ihr Vorbereitungsstadium durchgemacht haben, und wenn dem Protoplasma wiederum die thätige Rolle zufällt, histologisch differenzirt hervorzutreten. Wir müssen also im Gegensatz zu van Beneden und Herla und im Anschluss an Boveri sowie Erlanger aufs bestimmteste hervorheben, dass wir den protoplasmatischen Hof, der dem Spermakern vorangeht und denjenigen, der dann zwischen den beiden Furchungskernen erscheint, für ein und dasselbe Gebilde, für identisch halten; mit anderen Worten, dass wir die Centrosomen der ersten Furchungsspindel, die aus dem im Inneren dieses protoplasmatischen Hofs enthaltenen Centrosoma durch Zweitheilung entstanden sind, vom Spermatozoon ableiten sowie die achromatische Figur der ganzen Furchungsspindel als unter dem Einfluss des

---

Körnchen erhalten bleiben. Nachdem die Kerne ins Knäuelstadium übergegangen sind, tritt dann die Strahlung wieder mächtig hervor. Also ist zwischen dem Vorgang bei der Physe und zwischen dem analogen Vorgang bei Ascaris ein Unterschied nur in der Aufeinanderfolge. Bei der Physe tritt zunächst Zweitheilung der Strahlung ein, dann, nachdem der Bestimmungsort durch die Strahlencentra erreicht ist, tritt die Verkleinerung derselben ein, weil die Kerne das Vorbereitungsstadium zur Mitose durchmachen müssen — bei Ascaris umgekehrt machen die Kerne ihr Vorbereitungsstadium durch, während der protoplasmatische Hof noch ungetheilt ist. An dem Wesen dieses Vorganges ändert dies nichts.

vom Samenfaden eingeführten Protoplasma entstanden auffassen[1]). — Wenn nun gegen Ende des Vorbereitungsstadiums der Kerne der protoplasmatische Hof, der auf Durchschnitten rund, in Wirklichkeit also kugelig ist und sich allmählich in das protoplasmatische Netz zwischen den Vacuolen des Zellleibes verliert, an Grösse und Deutlichkeit wieder zunimmt, sieht man in seiner Mitte, an Eisen-Hämatoxylinpräparaten das Centrosoma als ein ausserordentlich kleines schwarzes Körnchen (vergl. Fig. 18 u. 19). Dann tritt die Theilung des Centralkörpers ein (Fig. 1, 2). Dieselbe ruft anfangs keine besonderen Veränderungen im protoplasmatischen Hof hervor, sobald aber die Entfernung zwischen den Centrosomen etwas bedeutender geworden ist, wird auch eine Zweitheilung des protoplasmatischen Hofs eingeleitet (Fig. 3, 20).

Dieses Stadium, wo nur ein Centrosoma vorhanden ist, und, was damit einhergeht, nur ein dichter protoplasmatischer Hof, und die darauf erst allmählich erfolgende Zweitheilung mit allen Zwischenstufen scheint van Beneden übersehen zu haben, wenn er sagt: „Les deux sphères apparaissent simultanément. Si parfois on croit n'en avoir qu'une cela dépend de la position relative des deux organes relativement à l'observateur.“ Die Untersuchung der befruchteten Eier in toto mag Veranlassung zu dieser Auffassung gegeben haben — wir glauben berechtigt zu sein, Schnittserien für viel beweisender zu halten.

Wie oben hervorgehoben und wie aus einer ganzen Anzahl von Arbeiten bekannt ist, kann die definitive Lage, welche die beiden Geschlechtskerne gegen einander einnehmen, eine sehr verschiedene sein, bisweilen sehr weit von einander entfernt (Fig. 1, ebenso war es in 2, Fig. 20), können sie ein andermal sehr nahe liegen (Fig. 4, 18) und sich mit einer grösseren oder kleineren Fläche berühren (Fig. 3, 5), ja selbst, wenn auch seltener, mit einander verschmelzn, so dass ein meist hufeisenförmiger Furchungskern (Fig. 19) entsteht. Die Lage des protoplasmatischen Hofs den Kernen gegenüber ist eine typische, aber nur so lange der

---

1) Van Beneden giebt von seinen sphères attractives an: „Nous ne pouvons rien dire de certain quant à leur origine. Nous inclinons cependant en nous fondant sur certaines images où les sphères paraissent exister au voisinage du pronucléus femelle, encore peu éloigné du second globule polaire qu'elles dévienuent de la seconde figure pseudokaryokinétique.“ — Herla lässt die Frage offen.

protoplasmatische Hof einfach ist und nur ein Centrosoma in seinem Inneren enthält. Wenn man sich die Mittelpunkte der Kerne durch eine gerade Linie verbunden denkt, und vom Centrosoma auf diese Grade ein Loth fällt, so wird die Verbindungslinie der Kernmittelpunkte von der Senkrechten halbirt (in Fällen wie Figur 18, 19, wenn gleich grosse Theile der beiden Geschlechtskerne im Schnitt getroffen sind, ist dieses Verhältniss besonders schön sichtbar). Sobald aber das Centrosoma sich getheilt hat und die beiden Theilhälften ihre Wanderung beginnen, hört dieses typische Verhältniss der Centrosomen sammt den protoplasmatischen Höfen auf eine Zeit lang auf, indem die Centrosomen in den verschiedensten Ebenen und Richtungen die Kerne umkreisen können (vergl. Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 20). Sobald aber die Pole ihre definitive Lage eingenommen haben, ist ihre Lage den beiden Vorkernen gegenüber, wie bereits van Beneden und Neyt, Erlanger u. a. hervorgehoben haben, eine constante.

In dieser Beziehung widersprechen sich die Angaben von van Beneden und Boveri.

Van Beneden, der die Attractionssphäre stets doppelt sieht, gibt über ihre Lage den Vorkernen gegenüber an: „Ces deux sphères prennent alors une position déterminée vis-à-vis des pronucléus. Elles se trouvent alors au contact immédiate de ces éléments, dans l'écartement qu'ils laissent entre eux. La droite reunissant les corpuscules centraux croise perpendiculairement celle par laquelle on peut réunir les centres des pronucléus“. Diese Angabe können wir nun fürs dicentrische Stadium, solange die Wanderung der beiden Pole dauert, ebenso wie Boveri, nicht bestätigen. Wenn aber Boveri angibt, „dass bis zur Auflösung der Kerne weder irgend ein morphologischer Zusammenhang, noch die geringste Spur einer Gesetzmässigkeit der gegenseitigen Lage zwischen den Kernen und der beschriebenen Structur der Zellsubstanz besteht“, so glauben wir für das monocentrische Stadium eine solche Gesetzmässigkeit mit voller Sicherheit feststellen zu können.

Von dem Augenblick, wo die beiden Centrosomen sich von einander zu entfernen beginnen, lässt sich zwischen ihnen eine deutliche Verbindung (Centrodesmose) wahrnehmen. Dieselbe erscheint an den mit protoplasmatischen Farbstoffen behandelten Präparaten als ein dunklerer Streifen (Fig. 1, 2), an Präparaten, an denen das Protoplasma nicht gefärbt ist, als hellerer Streifen.

Anfangs ist dieser Streifen mehr einheitlich gebaut, auch im ganzen Verlauf mehr einheitlich breit (Fig. 1, 2), bald aber fängt er an, sich etwas auszubuchten und löst sich dabei in eine Reihe von Fäden auf, die das Bild einer typischen Centralspindel liefern (Fig. 3, 20). Die Beobachtung also, die van Beneden an Eiern in toto bezüglich der Attractionssphäre gemacht hat, „Elles sont peu écartées l'une de l'autre au début et parfois, sinon toujours, des fibrilles reunissent l'un à l'autre leurs corpuscules centraux", können wir völlig auf Grund von Durchschnittsbildern bestätigen. Auch Boveri, der in den weiteren Stadien die Existenz von Pol zu Pol durchgängiger ununterbrochener Fasern nicht zugibt, erwähnt für die Anfangsstadien, dass in den Furchungszellen die Centrosomen „durch ein deutliches Fädchen noch in unzweifelhafter Verbindung stehen."

Je mehr die beiden Centrosomen sich von einander entfernen, desto deutlicher wird die Centralspindel und weist dabei alle Eigenschaften auf, die wir an der Centralspindel von anderen Zellen her kennen.

Diese Centralspindel ist sowohl in dem befruchteten Ei in ganz typischer Form zu sehen, als auch in den analogen Stadien in den Furchungszellen (vergl. Fig. 7).

Wir möchten hier hervorheben, dass die Vorgänge im protoplasmatischen Zellleibe des bereits befruchteten Eis ganz die gleichen sind wie in den Furchungszellen, und zwar den beiden ersten Furchungszellen oder einer der späteren. Der einzige Unterschied zwischen der Mitose im befruchteten Ei und derjenigen in einer beliebigen Furchungszelle wird dadurch hervorgerufen, dass anstatt eines einheitlichen Kerns zwei Kerne vorhanden sind; dieser Unterschied kann also nur in den Prophasen eine Modification desjenigen Theils der achromatischen Figur hervorrufen, der durch die zu den Chromosomen hinziehenden Zugfasern dargestellt wird, — ein bezüglich der Mechanik u. s. w. so unbedeutender Unterschied, dass er hier nicht stets wieder betont zu werden braucht. Und deswegen wollen wir im folgenden die Zellstructuren im befruchteten Ei und in den Furchungszellen gemeinsam besprechen und unsere Behauptungen mit Bildern, die den beiden Zellenarten entnommen sind, illustriren. Auch Boveri erklärt in Anbetracht dieser völligen Uebereinstimmung, nachdem er in den Furchungszellen das Auseinanderweichen der Centrosomen erwähnt hat:

„Die weitere Entwicklung ist nun so völlig identisch mit der für das Ei beschriebenen, dass eine ins Einzelne gehende Darstellung überflüssig ist.“

Muttersternstadium.

Wir geben hier zunächst eine Beschreibung dieses Stadiums, während wir die Besprechung und histologische Analyse der Zwischenstadien erst dann folgen lassen. Das Muttersternstadium bietet ein sehr verschiedenes Bild dar je nach der Methode, die zur Anfertigung des Präparats diente.

Gleichgültig, welche Fixirungsmethode auch angewandt wurde, wenn aber nur die Färbung mit Hämatoxylin-Eisenalaun vorgenommen wurde, zeigten sich an den beiden Polen typische einfache schwarze Centralkörper. Ihre Grösse schwankte etwas je nach dem Extractionsgrade, immer aber nur in geringen Grenzen, welche aus den Figuren zu ersehen sind. Vor allem aber hängt die Grösse der schwarz gefärbten Centrosomen davon ab, ob die Präparate mit Bordeaux vorgefärbt sind oder nicht. Wenn die Präparate ohne jede Vorfärbung mit Hämatoxylin-Eisenalaun behandelt werden, sind die Centrosomen stets grösser — offenbar färben sich geringe Theile der an das Centrosoma inserirenden Strahlen mit. Der Centralkörper erscheint einheitlich schwarz, eine weitere Structur lässt sich in ihm nicht mehr erkennen — bei dieser Färbung nicht, was keineswegs ausschliesst, dass andere Methoden, die eventuell weniger intensive, trotzdem aber specifische und distincte Färbung liefern können, vielleicht in Zukunft geeignet sein können, noch genauere Structurdetails in den Centrosomen aufzudecken.

Um diese Centralkörper gruppirten sich mächtige Strahlensysteme, die ebenso wie bei jeder Mitose in drei Theile getheilt werden können: 1) in die Zug- oder Mantelfasern, die von den beiden Polkörperchen zu den Chromosomen gehen. Diese ziehen in mächtigen Zügen von beiden Seiten her zu den gebogenen Chromatin-Schleifen, ganze Bündel davon strahlen gegen dieselben büschelartig aus und inseriren sich an ihnen der ganzen Länge nach (Fig. 9, 10, 21, 24, 25). Je nachdem die Schleifen getroffen sind, gewinnen wir ein anderes Bild dieser Zugfasern. Wenn wir die Schleife in ihrer ganzen Länge ausgebreitet vor uns haben (wie z. B. Fig. 21, 24), so sehen wir einen völligen

Strahlenfächer vom Centrosoma gegen dieselbe ziehen, wenn die Chromatinschleife dagegen so gestellt ist, dass sie mit ihrem freien Ende gegen den Beobachter zu gewendet ist und daher verkürzt gesehen wird, so haben wir geradezu ein ganzes kompaktes Strahlenbündel, das vom Centralkörper gegen dieselbe zieht. An Präparaten, die mit protoplasmatischen Farbstoffen behandelt wurden (an Eisen-Hämatoxylinpräparaten mit Bordeaux oder Anilinblau vorgefärbt oder mit Eosin nachgefärbt, oder an Biondi-Präparaten mit Rubin gefärbt), gibt dies ein prachtvolles Bild, dessen Schönheit die nach solchen Präparaten gezeichneten Figuren kaum wiederzuspiegeln im Stande sind (Fig. 9, 10, 25).

Diese Zugfasern heben sich sehr deutlich von den übrigen Strahlungen des Zellleibes ab. Dies wird durch verschiedene Umstände hervorgerufen; zunächst dadurch, dass die einzelnen Fibrillen dicker und mächtiger sind, als die übrigen Polstrahlen, dann dadurch, dass sie ebenso wie dies in neuerer Zeit auch für andere Zellen festgestellt wurde, in ihrer ganzen Ausdehnung mehr gleichmässig homogen sind, während die übrige Strahlung ihren microsomalen Bau stets bis zu gewissem Grade beibehält; schliesslich dadurch, dass sie infolge ihrer gleichmässigen Anordnung und ihrer Convergenz gegen den Centralkörper ein viel einheitlicheres und auffallenderes Totalbild liefern, was namentlich an Bildern wie Fig. 9, 10, 25 besonders auffällt [1]).

2) Die Centralspindelfasern. Die Existenz derselben lässt sich nicht an jedem beliebigen Präparate beweisen, da sie meist von den mächtigen Zugfasern sowie den Polstrahlen verdeckt werden. Ihre Existenz liesse sich zunächst aus den vorhergehenden Stadien ableiten, wo sie im befruchteten Ei, sowie in den Furchungszellen so ungemein deutlich zwischen den beiden Polkörpern sich ausspannten (Fig. 7, 8, 20), sodann aus den Stadien der Metakinese, wo sie wiederum zwischen den Chromosomenfiguren zum Vorschein kommen (Fig. 12, 13, 22, 25). Aber auch ein direkter Beweis für ihre Existenz lässt sich im Mutterstemstadium aus günstig ausgefallenen Schnitten aufs bestimmteste er-

---

1) Der Stellung der Chromatinschleifen gegen den Beobachter zu glaube ich auch vor allem es zuschreiben zu müssen, wenn van Beneden sagt: „A côté des oeufs montrant très distinctement le fuseau achromatique, il en est d'autres où ses limites sont si peu marquées qu'il se confond avec l'aster, dont il constitue un secteur“.

bringen, wie wir von Erlanger gegenüber hervorheben wollen. Wir haben nämlich zahlreiche Figuren, wo die Schnitte so gefallen sind, dass die Chromatinschleifen fast ganz, sowohl von unten wie oben weggeschnitten sind. Der Schnitt geht aber durch die beiden Pole hindurch und, da fast das ganze Feld zwischen den beiden Polen von Chromatinschleifen frei ist, so kann man in ihm aufs Deutlichste die Fäden der zwischen den Polkörpern ausgebreiteten Centralspindel sehen, die zum Theil mehr grade, zum Theil in Bogenform, bisweilen auch geschlängelt verlaufen. Ja, die Chromatinschleifen brauchen sogar nicht ganz weggeschnitten zu sein, es genügt, wenn nur ein grösserer Theil derselben entfernt ist, da man bei den Protoplasmafärbungen dann die gefärbten Fibrillen oberhalb oder unterhalb der Chromatinschleifen bei Hebung und Senkung des Tubus aufs Genaueste verfolgen kann.

Die Existenz dieser Fäden, die ununterbrochen von Pol zu Pol verlaufen, hat Boveri in seiner Ascaris-Arbeit geleugnet; van Beneden hat sie aufs Deutlichste von Anfang der Mitose an verfolgt: „Cependant toutes les fibrilles ne s'insèrent pas aux anses chromatiques; un certain nombre de ces éléments rélient entre eux les deux centres de la figure dicentrique. Au début de la mitose, alors que les deux sphères attractives se trouvent d'un même côté du noyau, au voisinage l'une de l'autre, les centres des sphères sont manifestement reliés entre eux par des fibrilles.“ Dasselbe gibt er für die Furchungskugeln an. Ebenso Herla: „J'ai pu de même facilement constater que certaines fibrilles passent directement d'un pôle à l'autre sans s'inserir aux éléments chromatiques.“

3) Die Polstrahlung. Diese geht von dem Centralkörper aus und beherrscht den ganzen Zellleib. Sie ist deutlich bis an die periphere Grenzschicht des Protoplasma zu verfolgen, so dass die Thatsache, dass die Grenzschicht der Zelle von ihr erreicht wird, hier mit grösster Sicherheit festzustellen ist. Diese Strahlen gehen nach allen Seiten aus, so dass nur der Sector der Strahlenkugel, den der vom Polkörper ausgehende, die Zugfasern und die eine Hälfte der Centralspindel umfassende Strahlenkegel einnimmt, von Polstrahlen frei bleibt. Diejenigen Polstrahlen, welche den Zugfasern am nächsten liegen, ziehen gegen den Aequator hin. Hier unterscheidet sich das Bild sehr, je nachdem

wir frühere oder spätere Muttersternstadien vor uns sehen. Anfangs nämlich überschreiten die von dem einen Polkörper ausgehenden Polstrahlen beträchtlich die Aequatorialebene, so dass sie gegen die Peripherie der anderen Kugelhälfte der Zelle hinziehen. Ganze Bündel von Fasern sieht man sich demnach im Aequator rings herum durchschneiden und kreuzen (Fig. 9, 10, 25). Und je früher das Muttersternstadium ist, desto grösser ist der nach dem Zellinneren (also gegen die Chromatinfigur und das Centrum der Zelle zu) offene Winkel. Allmählich wird das Gebiet, in dem die Strahlen sich schneiden, immer kleiner, wobei auch der Winkel, unter dem sie sich schneiden, sich verkleinert (Fig. 24). Während der Metakinese sieht man gewöhnlich die Strahlen von beiden Seiten her im Aequator enden (Fig. 12, 13, 14, 15, 22, 25)[1]).

Der Verlauf der Strahlen in weiterer Entfernung vom Polkörper wird etwas modifizirt durch die Ansammlung von grossen Vacuolen, die stets den Leib der Eizelle durchsetzen. Durch die stets in die Peripherie der Zelle verdrängten Vacuolen werden die Strahlen gezwungen, bisweilen einen etwas bogigen oder geschlängelten Verlauf zu nehmen, sie verlaufen in den mit kleinen Körnchen erfüllten Wänden der Vacuolen. Dieser Thatsache sowohl als auch dem Umstande, wie dies auf Verlauf der Protoplasmastrahlen einwirken muss, hat der eine von uns kürzlich bei Physa fontinalis eine Besprechung gewidmet, wo ganz dieselben Verhältnisse uns entgegentreten.

Das Verhalten dieser Vacuolen oder, sagen wir, hellen Kugeln, welche im Ei in colossaler Masse zu sehen sind, ist für die Structur des Zellleibes des Ascaris-Ei von fundamentaler Bedeutung: Die Vacuolen verhalten sich ganz ebenso wie etwa grosse Deutoplasmakörner, also z. B. grosse Dotterschollen sich verhalten würden, d. h. sie liegen stets zwischen dem eigentlichen Protoplasma; — von dem Augenblicke also, wo das Protoplasma typisch radiär um den Pol, resp. um die Pole der mitotischen Figur sich ordnet, liegen die Vacuolen interradiär, und je dichter und je zahlreicher die Protoplasmafäden werden, desto weniger Platz finden sie an

1) Diesen Thatsachen, die von principieller Bedeutung für die Mechanik der Mitose, vor allem für die Theilung des Zellleibes sind, gedenkt der eine von uns besondere eingehendere Bemerkungen zu widmen. Hier sei die Thatsache selbst blos hervorgehoben.

der Stelle, gegen welche die Strahlen convergiren, also um den Polkörper herum, sondern müssen gegen die Peripherie der Zelle ausweichen. Denke man sich statt der grossen Vacuolen grosse Dotterschollen, so wird ganz dasselbe typische Verhalten sich darbieten.

Dadurch kommt nun aber ein ganz bedeutender Unterschied zwischen dem Theil des Zellleibes um die Centralkörper herum und dem peripheren, Vacuolen enthaltenden Theile heraus. Dieser Unterschied ist äusserst auffallend und charakteristisch — wir weisen hier einfach auf denselben hin — später werden wir diesen Thatsachen eingehendere Bemerkungen widmen müssen, da wir sehen werden, dass man auf Grund dieser Thatsachen fundamentale Begriffe für die Zellstructur hat statuiren zu müssen geglaubt, denen wir um so weniger allgemeine Bedeutung zuschreiben können, als die dazu führenden Thatsachen Zellen entnommen sind, die infolge der Ansammlung einer grossen Menge deutoplasmatischer Massen abweichende Bilder zu liefern scheinen, die sich aber leicht aus allgemein gültigen Gesetzen über das Verhalten der Deutoplasmamassen (— wir können es einfach Gesetz der interfilaren, interradiären Lage deutoplasmatischer Massen nennen) herleiten lassen.

Besondere Aufmerksamkeit haben wir dem Verhalten der Strahlen in dem von Vacuolen freien Theile des Zellleibes und hier vor allem wiederum in der unmittelbaren Umgebung der Centralkörper zugewendet.

Wir sehen hier auf Schnitten einen an Strahlen äusserst reichhaltigen Kranz — (in Wirklichkeit also eine Kugel, eine förmliche Strahlensonne) — um das Centrosoma als Mittelpunkt gruppirt. Je näher dem Centrosoma, desto dichter sind die Strahlen; erst in einiger Entfernung divergiren sie mehr und es entstehen dadurch regelmässige interradiäre Räume. In diesen interfilaren Räumen sieht man nun feine, äusserst feine Körnchen liegen, eben dieselben Körnchen, die wir oben bereits die Zwischenräume zwischen den Vacuolen zugleich mit den Fibrillen ausfüllen sahen.

Ein bestimmter Bezirk im Umkreis um die Centrosomen herum, da wo die Strahlen sehr dicht bei einander liegen, bleibt nun aber auch von diesen Körnchen frei, sie finden dort, da die interfilaren Räume minimal sind, überhaupt keinen Platz und dadurch erhalten wir in unmittelbarer Umgebung um das Centrosoma

herum einen hellen, körnchenfreien Hof. Wir sehen nun an Präparaten, die mit protoplasmatischen Farbstoffen gefärbt wurden (Bordeaux, Eosin, Fuchsin), diesen helleren Hof fein radiär gestreift, die Strahlen streben alle auf das Centrosoma hin zu. Dieser hellere Hof wird noch durch einen Umstand besonders verdeutlicht: Die Protoplasmafibrillen im Ascaris-Ei, ebenso wie in den Furchungszellen sind sehr exquisit microsomal gebaut, die Microsomen sind durch feinere dünne Fäden untereinander verbunden. Wie nun bei vielen anderen Zellen, so sieht man auch bei Ascaris die ersten Microsomen, die in einem bestimmten Abstand, und zwar für alle Fäden in fast genau demselben Abstand auftreten, besonders stark hervortreten. Der Abstand zwischen dem Centrosoma und dem ersten Microsomenstratum ist bedeutend grösser, als zwischen je zwei von all den folgenden Microsomen. Dieser aus besonders starken Microsomen gebildete Kranz (in Wirklichkeit Kugelschale) liegt gerade an der Grenze zwischen dem körnchenfreien und dem körnchenenthaltenden Theile des Zellleibes. Das mikroskopische Bild kann hier recht verschieden aussehen, je nachdem die Fixirungsmethode (und die Färbungsmethode) die Strahlung weniger oder mehr verdeutlicht. Es sei hier nämlich hervorgehoben, dass nicht alle Fixirungsmittel die Strahlung mit derselben Deutlichkeit und Schärfe hervortreten lassen. Während die Strahlung an Sublimatpräparaten zart und wenig auffällig erscheint, heben andere Fixirungsmethoden (eine Mischung von Sublimat mit Eisessig und Alcohol, sodann von Sublimat-Alkohol, und Salpetersäure, Salpetersäure allein) die Strahlung trefflich hervor. Wenn man bei solchen Präparaten noch zudem protoplasmatische Farbstoffe angewandt hat, so wird man von der Fülle und von der Deutlichkeit der Strahlen geradezu überrascht.

Kurzum ergibt sich aus dem Geschilderten, dass der centrale, von Vacuolen freie Umkreis um die Centrosomen herum zunächst einen helleren, radiär gestreiften, völlig körnchenlosen Hof aufweist, während er im Uebrigen ein strahliges, dabei aber noch granulirtes Aussehen haben muss; beides, Granulation und Strahlung setzt sich zwischen die Vacuolen fort.

In der Strahlenkugel lassen sich noch ausserhalb des ersten, den helleren strahligen Hof umgrenzenden Microsomenstratums bestimmte concentrisch sich abgrenzende Bezirke, wenn auch sehr zart, unterscheiden. Die Ursache ihres Auftretens erklärt sich aus

der oben bereits hervorgehobenen Thatsache, dass die um den Centralkörper angeordneten protoplasmatischen Strahlen einen mikrosomalen Bau haben; da die Mikrosomen in regelmässigen und an allen Fäden in den gleichen Abständen liegen, so resultirt daraus das bekannte Bild der concentrischen Kreise, ähnlich wie es von Heidenhain für Leucocyten beschrieben wurde.

Die eingehendste Betrachtung haben wir der Frage gewidmet, wie weit die Strahlen nach dem Centralkörper hin zu verfolgen sind, da wir der Feststellung dieser Thatsache angesichts der in der letzten Zeit berührten Fragen die grösste Tragweite zuschreiben mussten. Eine genaue Prüfung dünner Schnitte, an denen die Strahlung besonders gut hervortrat, führte uns zu der Erkenntniss, dass die Strahlen direkt bis an den schwarz gefärbten Centralkörper herantreten — ein helleres Gebiet, welches etwa die Strahlenkugel von dem Centralkörper theilte, existirt nicht. Wir verweisen auf die beigefügten Figuren 1—25, die gerade in Bezug auf diesen Punkt mit besonderer Sorgfalt ausgeführt sind; man sieht in ihnen die Fibrillen der Strahlen mit der grössten Deutlichkeit in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Centralkörper.

Prophasen.

Wir haben oben bereits die Zweitheilung des Centrosomas, die Theilung des einheitlichen Protoplasmahofs und die Entstehung der Centralspindel erwähnt. Sobald nun die Scheidung in die beiden Höfe sich vollzogen hat, kann man auch gewöhnlich sehr deutlich wahrnehmen, dass die protoplasmatischen Höfe strahlig erscheinen und dass über den protoplasmatischen Hof hinaus Strahlen hinausgehen, die zwischen die Vacuolen in der Umgebung des protoplasmatischen Hofs ihren Weg nehmen (Fig. 3, 4, 20). Ein je weiteres Stadium der Entfernung der Centren wir vor uns haben, desto deutlicher tritt die Strahlung hervor (Fig. 5, 7, 8). Und auch innerhalb des protoplasmatischen Hofes tritt die Strahlung allmählich mit immer grösserer Deutlichkeit hervor, so dass wir Strahlen und dazwischen eine körnige, interfilar, interradiär gelegene Masse unterscheiden können (Fig. 3, 4, 5, 20). Je weiter die Entwicklung fortgeschritten ist, desto weiter tritt die Körnelung in den Hintergrund, die strahlige Struktur dagegen in den Vordergrund, wobei die Strahlen nicht nur zahlreicher, sondern auch deutlicher, dicker, voluminöser, mächtiger werden.

Von den weiteren Entwicklungsstadien aus zurückbetrachtet lässt nun aber der anfangs körnig aussehende protoplasmatische Hof in den Anfangsstadien nur eine Deutung zu: es müssen in ihm enthalten sein: 1) eine Substanz, aus der die immer deutlicher hervortretenden Fäden sich histologisch herausdifferenziren und 2) die körnige Masse, die alle die gleichen Merkmale und Eigenthümlichkeiten zeigt, wie die zwischen den Vacuolen wahrnehmbaren Körnchen, die wir also nicht anders auffassen können, als für kleine Dotterkörnchen. Diese Dotterkörnchen verdecken uns die typische Structur der rein protoplasmatischen Theile. Dass aber diese von Anfang an radiär angeordnet sind, lässt sich aus der Stellung der Dotterkörnchen erschliessen, die in Reihen concentrisch um die Centralkörper angeordnet sind (Fig. 18, 19). Wir glauben deshalb, dass, wenn kurze Zeit später die Strahlung innerhalb des protoplasmatischen Hofs (oder der protoplasmatischen Höfe) auftritt, sie nur als eine Verdeutlichung der jetzt bereits vorhandenen Protoplasmastructur gedeutet werden kann. Das stark körnige Bild aber, das uns anfangs der protoplasmatische Hof bietet, ist sicherlich auch noch darauf zurückzuführen, dass die protoplasmatischen Fäden, wie oben hervorgehoben, einen deutlichen microsomalen Bau haben.

Wie wir oben gesehen haben, ist dieser microsomale Bau auch später, wo die Fäden während der weiteren Stadien der Mitose mehr angespannt sind und dadurch, wie dies auch für andere Zellarten bekannt ist, einen mehr einheitlichen Bau aufweisen, doch deutlich sichtbar, — in den Anfangsphasen nun sind die Microsomen deutlicher, die Verbindungsfäden dagegen nur äusserst schwer zu erkennen.

In dieser Auffassung werden wir noch bestärkt durch Betrachtung der Entwicklung der achromatischen Figur in den Furchungszellen.

Nach erfolgter Durchschnürung des Zellleibes sieht man um den nach Heidenhain's Methode intensiv schwarz gefärbten Centralkörper eine deutliche Strahlung, zwischen der in einem geringen Abstande vom Centralkörper die kleinen Dottermassen, in weiterer Entfernung die grossen Vacuolen interradiär zu sehen sind (Fig. 16, 23).

Diese Strahlung wird allmählich undeutlicher, ebenso, wie dies bei jeder Mitose zu geschehen pflegt; die Ansammlung der

körnigen Masse in unmittelbarer Umgebung der Centrosomen und die mehr periphere Lage der grossen Vacuolen bleibt bestehen. Wenn nun der Centralkörper sich geteilt hat und die beiden Hälften sich zu entfernen beginnen, kann man hier an den Furchungszellen viel früher schon, als im befruchteten Ei die Strahlung um das Centrosoma wahrnehmen (Fig. 7). Auch die höchstwahrscheinlich durch concentrische Mikrosomenstrata der protoplasmatischen Fäden hervorgerufene Erscheinung der concentrischen Kreise lässt sich bisweilen in frühen Stadien bereits wahrnehmen.

Metakinese.

Während des Stadiums des Muttersterns sahen wir sämmtliche Theile der Strahlenfigur in voller Blüthe. Gegen Ende desselben sahen wir die Polstrahlen, die gegen den Aequator hin ziehen, immer weniger die Aequatorialebene überschreiten, immer weniger die anderseitigen Strahlen kreuzen. Bei Beginn der Metakinese, wenn die Tochterelemente der Chromosomen sich etwas zu entfernen beginnen, sehen wir meist die Strahlen in der Aequatorialebene enden (Fig. 12, 13, 14, 15, 22, 25); kleine Variationen, die auf individuelle Verschiedenheiten der Schnelligkeit, mit der die Mitose verläuft, zurückgeführt werden müssen, kommen hier natürlich öfters vor (vergl. Fig. 11). Sodann tritt bekanntlich weiterhin während der Zeit, wo die Chromatintochterschleifen gegen die beiden Pole hingeführt werden, eine Einschnürung des Zellleibes und gleichzeitig eine Dehnung desselben in der Längsachse ein (Fig. 12—15). Wenn nun vor der Zellleibseinschnürung das Stadium eintritt, wo sämmtliche nach dem Aequator hinziehende Strahlen wirklich in demselben enden, wo also der Aequator bereits exact die beiden Zellhälften, die sich in die beiden Tochterzellen umwandeln sollen, scheidet, haben die gegen die Aequatorialebene hinziehenden Strahlen nicht alle dieselbe Länge. Diejenigen, welche gegen die Peripherie des Aequatorialkreises ziehen, sind die längsten von allen, sie müssen einen längeren Weg zurücklegen, als diejenigen, welche mehr gegen das Centrum der Zelle, gegen die chromatische Figur hinziehen. Diese Strahlen sind in diesem Stadium sogar die längsten von allen Polstrahlen, sie sind im Verhältniss zu allen anderen Strahlen gedehnt. Die Dehnung wird noch sicherlich dadurch erhöht, und weniger leicht ausgeglichen, dass gegen die Peripherie hin interfilar die mächtigen

Vacuolen liegen, so dass bisweilen die Strahlen in Folge dessen sogar etwas gekrümmt verlaufen. Diese Ungleichheit der Strahlen bildet sich allmählich heraus, ebenso bildet sie sich allmählich zurück. Im Augenblick der eben erfolgenden Zelleinschnürung sieht man dieses starke Strahlenbündel meist bogig nach einwärts gedrängt (Fig. 12—14). Dieser Bogen gleicht sich bald aus und allmählich gewinnen im Verlauf der Zellleibseinschnürung die „organischen Radien" der beiden Tochterzellen ihre gleiche Länge wieder; die Dehnung der nach der Peripherie des Aequators hinziehenden Strahlen hört völlig auf (Fig. 15, 16, 22).

In diesen Stadien haben wir nun eine Thatsache kennen gelernt, der wir eine weitgehende prinzipielle Bedeutung zuschreiben müssen. Diese betrifft die Gestalt der Centrosomen während derselben.

Während nämlich in allen vorhergehenden Stadien und im Stadium des Muttersterns die Centrosomen im mikroskopischen Bilde stets rund, also in Wirklichkeit kugelig sind, erscheinen sie unmittelbar vor der Einschnürung des Zellleibes, sodann, wenn während der Einschnürung der Verlauf der Strahlen bogenförmig sich gestaltet, länglich, und zwar in der Richtung derjenigen von ihnen ausgehenden Strahlenbündel, für die wir soeben die grösste Länge und somit den höchsten Grad der Dehnung (relativ) festgestellt haben. Man kann auf Schnitten, die mit Hämatoxylin-Eisenalaun behandelt sind — gleichgültig ob protoplasmatische Farbstoffe vorher oder nachher oder überhaupt nicht angewendet sind — an den Polen, an Stelle der sonst runden Centrosomen feine schwarze Striche wahrnehmen. Es hängt nur von dem Grade, bis zu welchem die Präparate in Eisenalaun differenzirt wurden, ab, ob diese schwarzen Striche etwas stärker, dicker, wie in Figur 12, 13, 14 oder schwächer, dünner ausfallen (Fig. 22, 24, 25), sie sind aber stets, auch wenn sie noch so zart und fein sind, so deutlich und charakteristisch, dass sie dem Beobachter sofort auffallen müssen. Am lehrreichsten sind natürlich die Bilder, wo das Protoplasma (mit Bordeaux, Eosin, Fuchsin u. s. w.) gefärbt ist, weil dann in der That die Centrosomen allein gefärbt erscheinen; bei Präparaten, die nicht vorgefärbt sind, erscheinen die Striche stets dicker und grösser, was wir darauf zurückführen zu müssen glauben, dass die centralen Theile der an das Centrosoma inserirenden Radien den Farbstoff festhalten; dadurch er-

scheinen diese Stäbe (im mikroskopischen Bilde!) sogar bisweilen nach der einen oder anderen Richtung wie etwas verbogen, was an Präparaten, die mit protoplasmatischen Farbstoffen vorbehandelt waren, nicht vorkommt. Diese Formveränderung der Centralkörper in diesem Stadium ist nicht etwa eine zufällige oder nur ab und zu wahrnehmbare Erscheinung, sondern sie tritt ganz regelmässig, fast ausnahmslos während der Metakinese auf, sowohl im befruchteten Ei, als auch in den Furchungszellen. Diese Abplattung der Centralkörper ist weiterhin in diesem Stadium stets wahrzunehmen, gleichgültig wie der Schnitt gefallen sein mag; wenn man sich also aus den Schnitten das wirkliche Bild reconstruirt, gelangt man zu der Vorstellung, dass die Centralkörper in diesem Stadium die Form von platten, rundlichen Scheiben haben müssen, und zwar gewinnt man den Eindruck, dass die Centrosomen zu diesen Plättchen von runder Scheibenform durch den Zug der rings herum im Kreise an sie herantretenden Strahlen, und zwar derjenigen, welche im Verhältniss zu anderen Polstrahlen gedehnt sind, ausgezogen wurden.

Während wir uns weitergehende Schlussfolgerungen, die uns diese Formveränderung der Centrosomen in diesem Stadium zu machen erlaubt, oder zu denen sie uns vielmehr zwingt, für einen besonderen Abschnitt vorbehalten, wollen wir hier auf die Figuren, welche eine kleine Auswahl von Tausenden solcher Fälle bieten, hinweisen (Fig. 12—14, 22, 24, 25). Sobald die Einschnürung des Zellleibes weiter fortgeschritten ist, sobald sich nach und nach die anfängliche Aequatorialebene zu dem, die periphere Zone der Tochterzellen vervollständigenden Kugelabschnitt, der die Abplattung bisweilen längere Zeit behalten kann, umgewandelt hat, hört — wie erwähnt — die Dehnung der seitlichen Polstrahlen und der eventuelle bogige Verlauf derselben auf; durch Verschiebungen in diesem neuentstehenden Theile der Zelloberfläche wird ihr peripherer Insertionspunkt derartig verlegt, dass sie dadurch wiederum geradlinig verlaufen. Sobald dies geschehen ist, hört aber auch die Abplattung der Centrosomen sofort auf, sie kehren zu ihrer runden, dem nunmehr von allen Seiten gleichmässig auf sie einwirkenden Zug der contractilen Protoplasmafäden entsprechenden Gestalt zurück (Fig. 15), so dass im Stadium, wo die beiden Tochterzellen sich völlig abgeschnürt haben, die Centrosomen niemals anders im mikro-

skopischen Bilde, als typisch rund (also in Wirklichkeit kugelig) erscheinen (Fig. 16, 23). Natürlich kann man bei Durchmusterung der Tausende von Bildern ähnlicher Art, die uns vorlagen, leicht zwischen der anfänglich runden Form und zwischen dem Maximum der Abplattung zu ganz unglaublich dünnen Scheibchen (vergl. Fig. 22), dann wiederum der Wiederkehr zur runden Form, alle möglichen Zwischenstufen in der Form der Centralkörper finden, die aber stets dem auch histologisch wahrnehmbaren Dehnungsgrade der betreffenden Strahlenbündel entspricht.

Während der Metakinese sieht man zwischen den sich von einander entfernenden Chromatinfiguren continuirliche, im Aequator ununterbrochene Fäden (Fig. 12, 13, 25) zum Vorschein kommen. Wir halten sie für die Fäden der Centralspindel, der wir oben bereits einige Bemerkungen gewidmet haben. Dass diese Verbindungsfäden etwa aus dem Linin der Chromatinschleifen ausgesponnen werden, wie es gerade für Ascaris von van Beneden[1]), Boveri, Herla beschrieben wurde (filaments de réunion, Verbindungsfäden), müssen wir mit Bestimmtheit in Abrede stellen. Die Prüfung dünner Schnitte beweist uns, dass sie davon völlig unabhängig sind, wir haben hier vielmehr ein typisches Verhalten der Centralspindel, wie es aus zahlreichen Untersuchungen an anderen Zellen bekannt ist.

Auch die weiteren Schicksale dieses Theils der Centralspindel sind die gleichen: sie wird in der Mitte des Zellleibes in ein dünnes Bündel zusammengefasst (Fig. 23); in dieser eingeschnürten Stelle kommt es, wie wir v. Erlanger gegenüber hervorheben wollen, durch Verdickung der Centralspindelfasern im Aequator zur Entwicklung eines, wenn auch wenig deutlich ausgeprägten Zwischenkörpers, der erst schwindet, als sich zwischen den Tochterzellen eine für die Furchungszellen des Ascaris-Eies sehr charakteristische Zwischenhöhle zu bilden an-

1) Van Beneden meint: „il s'agit d'un stroma achromatique abandonné par la chromatine". Herla: „Nous sommes fort tenté de leur attribuer comme van Beneden une origine nucléaire et même chromosomique si l'on peut ainsi s'exprimer." Aehnlich Boveri, nur mit dem Unterschied, dass er nach seinen Präparaten sogar „diese Verbindung nicht allein zwischen den Schleifenenden, sondern zwischen allen Abschnitten je zweier Schleifen" annimmt.

fängt (sehr deutlich in Fig. 24, 25 zwischen den Furchungszellen zu sehen), einer Zwischenhöhle, die noch typischer bei anderen Thiergruppen, z. B. Mollusken, entwickelt ist und die bei Ascaris bisher wenig Beachtung gefunden hat; sie wurde von van Beneden zuerst gesehen, hat aber eine — unser Auffassung nach — nicht genügende Deutung als „un élément nouveau", das er „lentille équatoriale" nennt, erfahren. — Die Thatsache, die Herla erwähnt „La lentille équatoriale se laisse distinguer dans ces préparations par son homogénéité, mais ne fixe aucun des colorants dont je me suis servi", erklärt sich eben daraus, dass sie eine Höhle ist, deren flüssiger Inhalt durch die einwirkenden Reagentien, dann durch das Medium, in dem die Zellen untersucht werden, also Glycerin oder Balsam einfach verdrängt wird und deshalb niemals an Präparaten besonders sichtbar sein kann. Erlanger deutet das Gebilde richtig als einen Hohlraum zwischen den Blastomeren.

Nach erfolgter Durchschnürung des Zellleibes und Abschnürung der beiden Tochterzellen (wiederum gleichgültig, ob es sich um die Tochterzellen der Eizelle oder einer der Furchungskugeln handelt) wird, wie nach jeder mitotischen Theilung, die Strahlung allmählich schwächer; zunächst verwischt sich aber ganz stufenweise der periphere Theil, der zwischen den Vacuolen sich erstreckte, dann allmählich die auf den Centralkörper gerichteten Fadenenden. Während die Fäden hier allmählich schwächer werden, erscheint eine immer grössere Zahl von körnigen Elementen, die wir wiederum als die „anschwellenden" Microsomen der Protoplasmafäden sowie die vorhin schon wahrnehmbaren kleinen Deutoplasmakörnchen ansprechen müssen. Der Gegensatz zwischen dem peripheren Haupttheil des Zellleibes, der vorwiegend von grossen Vacuolen erfüllt ist, und zwischen dem kleinen, nur von kleinen Deutoplasmakörnchen erfüllten protoplasmatischen Hof bleibt aber bestehen, selbst dann noch, als die Tochterkerne soweit ungeändert sind, dass sie die Form der „ruhenden" Kerne angenommen haben. Mit einem Wort: wir haben das Bild, das vollkommen demjenigen gleicht, das wir bereits als Ausgangspunkt für die Entstehung der zweipoligen, achromatischen Figur kennen gelernt und analysirt haben.

Es tritt hier also ganz dasselbe ein, was nach jeder Mitose (also auch bei befruchteten Eiern) stets eintritt: Das Strahlen-

system wird undeutlich und das Mitom kehrt zu seiner für ruhende Zellen charakteristischen Structur zurück, wo es schwer zu entscheiden ist, ob die mikrosomalen Fäden ihre Selbstständigkeit bewahren oder in netzförmiger Anordnung unter einander in Verbindung treten.

II. Allgemeiner Theil.

Wir haben im Vorhergehenden uns nur auf die Schilderung der thatsächlichen Befunde, die wir unseren Präparaten entnehmen konnten, beschränkt, wir haben eingehendere Discussion derselben und eine eingehendere Erörterung der diesbezüglichen in der cytologischen Literatur herrschenden Controversen absichtlich vermieden.

Gesetzt den Fall, dass die genauere Zellstructur im befruchteten Ei und in den Furchungszellen von Ascaris megalocephala bisher noch nicht genauer geprüft worden wäre, so könnten wir uns auf Grund der im Vorhergehenden beschriebenen Bilder darauf beschränken, die grosse Uebereinstimmung, welche zwischen unseren Beobachtungen und den bei anderen Zellen während der Mitose beschriebenen Bildern herrscht, hervorzuheben.

Wir könnten geradezu die mitotischen Figuren von Ascaris als ein ausgezeichnetes, klassisches Objekt hinstellen, das wenige seinesgleichen haben dürfte, falls es darauf ankommt, abgesehen von den Chromosomen noch die Polkörperchen, die Zugfaserkegel, die Centralspindel in allen ihren Stadien und vor allem die Polstrahlung in mächtiger Entwicklung sowie das Verhältniss der Deutoplasmamassen zu derselben in typischer Form zu sehen.

Doch ebenso sehr, wie sich unsere Beobachtungen den in letzter Zeit für andere Zellen beschriebenen Bildern nähern, weichen sie in einigen Punkten von den Beschreibungen ab, die in der Literatur zum Theil für Ascaris megalocephala vorliegen; nimmt ja doch Ascaris megalocephala in der cytologischen Literatur bisher gewissermaassen eine Sonderstellung ein.

Von den zahlreichen Arbeiten, welche unser Objekt betreffen, beschäftigen sich die meisten entweder mehr mit Problemen, die unter den speciellen Begriff der Befruchtung fallen (Annäherung, Lage der Geschlechtskerne etc.) oder aber sie

beschränken sich, wenn sie in genauere celluläre Details eingehen, auf die Analysirung der chromatischen Theile, während die achromatischen Zelltheile weniger Beachtung darin gefunden haben.

In dieser Beziehung kommen nur die beiden classischen Arbeiten von van Beneden und Boveri sowie die neuere Arbeit von Herla in Betracht. Sodann hat in neuester Zeit von Erlanger ähnlich, wie wir, auf Schnitten dies Objekt untersucht.

Mit den Ergebnissen dieser Forscher haben wir nun in jedem Punkte unsere Beobachtungen verglichen. Und wir müssen von vorneherein hervorheben, dass wir in sehr vielen Punkten auf Schritt und Tritt eine Uebereinstimmung mit der Beschreibung van Beneden's konstatiren konnten; wir waren geradezu überrascht, wie der grosse belgische Forscher an seinem Objekt in toto eine Fülle von Thatsachen festgestellt hat, die erst nachträglich für andere Zellen unter Anwendung einer äusserst subtilen Technik festgestellt, gewissermaassen von Neuem entdeckt wurden. Unsere an feinen (5 bis höchstens 10 μ dicken) Schnitten gewonnenen Erfahrungen bieten in den hauptsächlichsten Punkten eine Bestätigung seiner Beobachtungen, wenn auch die Erfahrungen der letzten Jahre auf dem Gebiete der Zelllehre uns manche Details genauer zu erklären gestatten. In einzelnen Punkten nur weichen allerdings unsere Beobachtungen von denen van Beneden's ab, gerade die verbesserte Methode bietet aber für diese Differenzen eine hinreichende Erklärung.

Weniger stimmen dagegen unsere Resultate mit denen Boveri's überein, oder vielmehr der Unterschied betrifft nicht so sehr die Beobachtungen und Bilder selbst, als vielmehr die Deutung, welche sie seitens Boveri's erhalten haben. Während wir eine detaillirte Erörterung der sich ergebenden Uebereinstimmungen für überflüssig erachten, wollen wir gerade den controversen Punkten oder denjenigen, welche bisher noch nicht spruchreif sind, und deren Discussion deswegen zur Klärung des Sachverhalts dienen kann, unsere besondere Aufmerksamkeit widmen, wobei wir auch andere uns zur Verfügung stehende Objekte mit als Controllmaterial zur Discussion heranziehen wollen.

1. Die van Beneden'sche Attractionssphäre, der Boveri'sche Archoplasmabegriff, Structur des Protoplasma.

Wir haben im speziellen Theil bereits eingehender die Thatsache erörtert, dass im befruchteten Ei sowohl auch in den Furchungszellen während der ganzen Mitose ein ganz prägnanter Unterschied zwischen dem Theile des Zellleibes im Umkreise der Centrosomen und zwischen dem peripheren Theile desselben besteht und wir sahen den Unterschied dadurch hervorgerufen, dass in der Umgebung der Centrosomen zwischen den radiär angeordneten Protoplasmafäden zunächst keine, dann nur kleinere Dotterkörnchen Platz fanden, während die grösseren Vacuolen, die typisch interradiär lagen, nach der Peripherie verdrängt wurden. Ein Blick auf die Fig. 1—25 genügt, um die daselbst genauer erörterten Verhältnisse zu veranschaulichen.

Diese Thatsache erscheint uns heutzutage ganz natürlich, nachdem wir über die interfilare Lage der Deutoplasmamassen in verschiedenen Zellen (Pigmentzellen, Leukocyten mit Granulationen, Eiern mit grossen Dotterschollen u. v. a.) im Ruhezustande sowohl als auch während der Mitose genauere Kenntniss gewonnen haben, und sobald wir die Thatsache berücksichtigen, dass die grossen Vacuolen (homogenen Kugeln) im Ascarisei sich ganz analog wie grosse Deutoplasmakörper verhalten.

Diese Thatsache hat aber in den Arbeiten van Beneden's und Boveri's eine ganz besondere Deutung und Beleuchtung erfahren.

Die Attractionssphäre.

Van Beneden sagt (p. 548 Arch. de biol. T. IV): „Il apparaît à chacune des extrémités d'un axe perpendiculaire au plan équatorial, dans lequel siège l'étoile formée par les anses chromatiques, un corps clair délimité par un cercle de granules achromatiques. Ce corps sphéroïdal est formé d'une substance plus homogène que le vitellus ambiant; il présente en outre une affinité plus grande pour le carmin. Il s'agit donc d'une formation morphologique distincte et je propose de désigner ces corps sous le nom de sphères attractives. Au centre de chacune des sphères se voit un globule ou un groupe des globules diffé-

renciés auxquels je conserve le nom de „corpuscules polaires.“ De chaque corpuscule central partent radiairement dans toutes les directions des lignes très fines, qui paraissent rattacher au corpuscule polaire les grains achromatiques du contour de la sphère attractive. Mais ces lignes se prolongent au delà des limites de la sphère jusques dans le protoplasme vitellin, auquel elles donnent une structure radiée.“

Durch diese Beschreibung ist zum erstenmal der Begriff der „Attractionssphäre“ eingeführt worden, als eines besonderen Theils der ganzen Strahlung, die van Beneden unter dem Namen „Aster“ zusammenfasst[1]). Er hebt hervor, dass die Strahlung am mächtigsten im Stadium des Muttersterns ist.

Herla, ein Schüler van Beneden's, gibt an: „Mais les limites de la sphère sont loin d'être bien marqués dans tous les oeufs et les différences d'aspect dépendent, selon moi, des méthodes employées pour fixer et colorer les oeufs.“

„La plupart des oeufs représentés ne montrent aucune trace d'une sphère attractive différenciée de l'aster.“

Dagegen geben andere Methoden nach Herla ganz distincte Bilder in dieser Beziehung und: „Jl suffit d'avoir vu une de ces préparations où les sphères tranchent nettement par leur coloration sur le reste du protoplasme pour être convaincu qu'il existe dans la cellule un corps morphologiquement distinct au centre des radiations des asters.“

Wir haben oben bereits diese Bilder genauer besprochen und wir glauben ohne nochmalige Wiederholung des oben beschriebenen feststellen zu können, dass im Ascarisei der ganze von den grossen Vacuolen, oder sagen wir Deutoplasmakugeln freie Theil des Zellleibes von van Beneden als „sphère attractive“ bezeichnet wurde.

Wir stimmen völlig v. Erlanger zu, wenn er erklärt, dass „die Attractionssphäre van Beneden's, nichts weiter als Dotterfreies, gewöhnliches Protoplasma ist, welches um das Centrosom

---

1) Si l'on donne à l'ensemble des figures stellaires le nom d'asters il y a lieu de distinguer dans ces derniers une portion centrale, de forme sphéroïdale, bien circonscrite, se teignant en vert clair, comme le corpuscule polaire qui occupe leur centre; ce sont les portions centrales des asters que nous avons désignées sous le nom de sphères attractives.

oder an den Spindelpolen dadurch besonders deutlich hervortritt, dass die Dotterkugeln um dasselbe einen Mantel oder eine Kugelschale bilden. Uebrigens lässt sich stets nachweisen, dass dieses „Centroplasma", wie ich es der Bequemlichkeit halber und rein topographisch nennen will, oder der „helle Centralhof", wie es schon von den ersten genaueren Beobachtern der Furchung früher benannt wurde (vergl. Bütschli) durch Züge von gewöhnlichem wabigen Protoplasma mit dem übrigen peripheren, d. h. ausserhalb des Dottermantels befindlichen Protoplasma im Zusammenhang steht"[1]).

Auch vom Rath, der unter anderen auch die befruchteten Eier von Ascaris untersucht hat, sagt:

„Mir scheint die Sphäre nur ein modificirter Theil des Zellplasmas zu sein, der sich durch eine grössere Dichtigkeit auszeichnet, aber mit dem übrigen Zellplasma in direktem Zusammenhang und intimster Beziehung steht."

„Die Abgrenzung der Sphärensubstanz gegen das Zellplasma kann in gewissen Fällen eine deutliche sein, so dass man beim conservirten Material die Sphäre als einen im Zellplasma liegenden distincten Körper wahrnimmt, während in anderen Fällen eine solche scharfe Abgrenzung zwischen Zellplasma und Sphärensubstanz nicht nachweisbar ist (z. B. Leukocyten etc.). Das Strahlensystem im Aequatorialplattenstadium (Aster) und Dyasterstadium der Mitose besteht vielfach (immer?) nicht nur aus Sphärensubstanz, sondern auch aus radiär auf die Sphäre centrirtem Zellplasma (Plasmastrahlen) und gehen die Sphärenstrahlen und Zellplasmaradien oft ohne sichtbare Grenze unmerklich in einander über. Ist das Zellplasma feinkörnig oder finden sich Einschlüsse im Zellplasma, so kann bei der Mitose die Strahlung des Zellplasmas überaus deutlich sein und die gesammte Zelle einnehmen." Dann fügt er hinzu: „In Betreff der Continuität von Plasmastrahlen und Sphären-

---

1) Die letztere Anschauung v. Erlangers erklärt sich aus seiner ganzen Auffassung der Protoplasmastructur; von Ascaris giebt er an: „Weiter liess sich feststellen, wie Bütschli es schon früher bei Cephalopodenkeimscheiben und Echinodermeneiern gethan hat, dass die Strahlen der Polsonnen und der Spindel nichts weiter als der Ausdruck einer besonderen Anordnung der Waben zu Längszügen sind."

strahlen stimme ich im Wesentlichen einer Heidenhain'schen Auffassung bei".

Von den Angaben anderer Autoren sind uns namentlich diejenigen von Bedeutung, welche Zellen mit reichen Deutoplasmamassen betreffen, so sagt van der Stricht, der die befruchteten Eier von Amphioxus lanceolatus untersucht hat: „La masse fibrillaire de la sphère attractive se continue périphériquement avec le treillis protoplasmique voisin".

Auch Eismond, der im übrigen völlig auf dem Boden der Bütschli'schen Schaumstructurtheorie steht, erklärt auf Grund von Untersuchungen an Siredon und Triton taeniatus „in morphologischer Hinsicht die Attractionssphären bloss als nicht scharf abgegrenzte Bezirke des Zellleibes, in deren Bereiche das protoplasmatische Gerüstwerk i. e. die Filarsubstanz der Autoren nur verhältnissmässig dichter, als im übrigen Zellleibe zusammengefügt ist und dadurch nun öfters als ein compakter Klumpen sich auszuzeichnen vermag."

In dieser Auffassung werden wir noch mehr bestärkt durch Untersuchung von Zellen, welche ähnliche Verhältnisse darbieten, wie die Eier und Furchungszellen von Ascaris. In dieser Beziehung haben Untersuchungen an Physa font. uns ein vorzügliches Objekt kennen gelehrt. Auch dort waren in späteren Stadien der Befruchtung (Fig. 37, 43, 44, 45, 46, 47) sowie in den Furchungszellen in der Umgebung der Centrosomen Theile der Strahlenfigur zu sehen, die nur von kleinen Dotterkörnchen erfüllt waren, während in der Peripherie grosse Deutoplasmamassen in Gestalt von grossen Vacuolen eine Kugelschale um dieselben bildeten. Dadurch hätte man ein typisches Bild dessen statuiren können, was van Beneden als sphère attractive bezeichnet hat. Dass dies Bild aber eben nur durch die periphere Anhäufung der grossen Deutoplasmamassen verursacht war, liess sich dort Schritt für Schritt mit absoluter Sicherheit verfolgen, indem dort, wie der eine von uns genauer ausgeführt hat, im Anfang des Reifungs- und Befruchtungsprocesses die Dottermassen gleichmässig interfilar vertheilt waren, und die Strahlung im ganzen Zellleibe bis zur Peripherie ein gleichmässiges und identisches Bild darbot (Fig. 36, 40, 42); allmählich erst fingen die Vacuolen an hervorzutreten und allmählich fing der periphere Theil an, einen bedeutenden Unterschied gegen den centralen

Theil aufzuweisen. Ausser den Figuren, die dieser Arbeit beigegeben sind, vergleiche man auch die Abbildungen in der Physa-Arbeit.

Demnach liefern unsere Beobachtungen an Ascaris sowie an Physa eine Stütze für die von M. Heidenhain neuerdings für Leukocyten mit Nachdruck betonte Thatsache, dass die im Zellleib sichtbaren Strahlen von der Peripherie bis gegen das Centrosom hin ununterbrochen verlaufen, eine Thatsache, die der eine von uns gleichfalls an Leukocyten genauer beschrieben hat.

Von einigen Autoren wird dagegen der Unterschied zwischen der Attractionssphäre und dem übrigen Protoplasma viel zu scharf genommen und ein Gegensatz festgestellt, der in den thatsächlichen Verhältnissen nicht begründet ist.

Einige Autoren ziehen sogar zum Vergleich für die Beurtheilung der Sphäre sowie der Centrosomen die Gebilde, die bei männlichen und weiblichen Geschechtszellen unter dem Namen „Nebenkern", „Dotterkern" beschrieben worden sind, heran. Diese Bildungen machen (wie namentlich für die männlichen Geschlechtszellen sehr eingehend festgestellt wurde), ganz eigenthümliche Veränderungen durch, die trotz vorzüglicher diesen Gegenstand behandelnder Arbeiten von Meves, vom Rath, Rawitz, Balbiani u. a. doch noch recht räthselhaft geblieben sind.

Meves sagt: „Alle neueren Untersucher sind darin einig, dem in den Samenzellen vieler höherer und niederer Thiere beobachteten Nebenkern die Bedeutung einer Attractionssphäre zuzusprechen. Dieselbe Deutung ist auf den Dotterkern des Eis anzuwenden, welcher als ein „Homologon des Nebenkerns (Balbiani) aufzufassen ist".

„Versucht man dem morphologischen Verständniss der beschriebenen Vorgänge in den Spermatogonien des Salamanders, soweit sie zunächst die Umwandlung der Sphäre in Körnermassen und die Rückverwandlung aus diesem Zustand betreffen, näher zu kommen, so entsteht sofort eine Frage, auf welche meine bisherigen Beobachtungen leider nur eine ungenügende Antwort geben: nämlich, wie sich die verschiedenen Bestandtheile der Sphäre, Centralkörper, Mark und Rindenzone bei diesem Process verhalten." Meves ist es in den späteren Sta-

dien nicht gelungen, zwischen den selbstständig gewordenen Sphärentheilchen Centralkörper mit Markzone nachzuweisen.

Eine dicke Membran schliesst diese Körper in gewissen Zeiten nach aussen ab — von dieser Membran gehen dann die radiären Fäden des Mitoms aus.

Wir können uns nicht verhehlen, dass mit Erklärung dieser Bilder als „Sphäre“ eigentlich noch wenig erklärt ist, und wir glauben, dass es den weiteren Arbeiten erst vorbehalten sein wird, zu zeigen, wie sich hierbei die Centrosomen und die daran sich anheftenden Radien verhalten. Uns scheint die Sache so zu liegen, dass wir hier mit ganz specifischen Stoffen zu thun haben, die um den Centralkörper sich gruppirend eine vollkommene Kugel bilden, die aber ganz verschieden ist von dem, was wir sonst als Sphäre bezeichnen, dass diese Theile dann eine andere Anordnung und Verteilung im Zellleibe erfahren, einen ganzen Cyclus von Lageveränderungen durchmachen, um dann in den Bereich der Umgebung der Centrosomen wiederum zurückzukehren. Die Deutung der Befunde von Meves, die ihnen Niessing gibt: „Sie lassen sich jetzt so erklären, dass es nur die interfilaren Stoffe sind, welche sich in Stücke und Körnchen auflösen, ohne dass die Centralkörpergruppe mit den Fibrillen alterirt wird“ [1]), erscheint uns sehr plausibel. Man muss jedoch abwarten, ob diese Vermuthung sich als richtig herausstellt. Wir glauben, dass Prenant völlig Recht hat, wenn er sagt: „Il est en tous cas certainement prudent de réserver pour le moment la question de l'identité de la sphère attractive et du noyau accessoire.“

Jedenfalls möchten wir aber davor warnen, Befunde an anderen Zellen auf die Bilder der bei den Geschlechtszellen beschriebenen „Attractionssphäre“ zurückzuführen, vielmehr ergibt sich die Nothwendigkeit, diese Befunde gerade aus den bei anderen Zellen gewonnenen Vorstellungen heraus zu erklären, und das Bedürfniss, sie mit ihnen in Einklang zu bringen.

Van Beneden hat auf Grund seiner Präparate sowohl

1) Niessing findet in den Sphären der ruhenden Hodenzellen des Salamanders: „deutlich mit Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin gefärbte Centralkörper, wie auch eine Strahlung in ihnen; man kann auch diese Strahlen bis weit in das Protoplasma hinein verfolgen.“

im befruchteten Ei (der ersten Embryonalzelle) als auch in den Furchungszellen die Attractionssphäre als ein „permanentes Organ“, das sich von einer Zelle auf die andere durch Theilung fortsetzen soll, erklärt, und er verallgemeinert diesen Satz dahin: „la sphère âttractive avec son corpuscule central constitue un organe permanent, non seulement pour les premiers blastomères, mais pour toute cellule[1]).“

Dieser These gegenüber müssen wir auf unsere früheren Beschreibungen hinweisen, aus denen unsere Beurtheilung des Sphärenbegriffs sich sofort ergeben muss: Wir halten das Sphärenbild lediglich dadurch hervorgerufen, dass im Ascarisei der centrale Theil um das Centrosoma sich von dem peripheren Theile dadurch unterscheidet, dass in dem letzteren die colossalen hellen Vacuolen interfilar gelegen sind. Wir halten also das Sphärenbild in dieser Form nur dort für möglich, wo grössere Deutoplasmamassen vorhanden sind, die nach der Peripherie interfilar verdrängt, diesem Theile des Zellleibes ein modificirtes Aussehen verleihen und dadurch den mittleren Theil besonders hervortreten lassen. Wir halten deswegen die Bezeichnung der sphère attractive als „un organe permanent“ oder „un corps morphologiquement distinct“ und seine scharfe Scheidung von der übrigen Strahlung für verfehlt und mit den thatsächlichen Befunden für unvereinbar. Auch v. Erlanger erklärt, dass er „im Gegensatz zu van Beneden und seinen Schülern die sog. Attractionssphäre nicht als ein dauerndes oder besonderes Zellorgan ansehen kann. Was die angegebene Vererbung dieser Bildung von einer Zellgeneration auf die andere betrifft, so scheinen

1) „Les radiations de l'aster, quoique déjà plus faiblement accusées, sont encore très nettes au stade de la division caractérisée par le dyaster, et même encore au moment où les noyaux des cellules filles se reconstituent en noyaux vésiculeux à structure reticulée. Seulement les radiations deviennent de moins en moins apparentes, et quand les noyaux ont revêtu les caractères de noyaux au repos l'aster est devenu tout à fait indistinct. Jl n'en est pas de même des sphères attractives: celles persistent; la limite qui les séparait du reste du corps cellulaire ne disparaît pas, et la portion protoplasmique de la cellule, circonscrite par cette limite, conserve des caractères spéciaux qui permettent de la reconnaître: elle montre dans les préparations à l'acide acétique l'apparence uniformément granulée qui contraste avec l'aspect du reste du corps cellulaire.“

die thatsächlichen Befunde (bezüglich deren wir mit den in der obigen Anmerkung wiedergegebenen Bemerkungen van Beneden's übereinstimmen), dafür eine positive Stütze zu liefern, doch nur anscheinend, denn die dichtere Anordnung des Protoplasma um das Centrosoma erhält sich bei den Furchungszellen von Ascaris nur deswegen so ununterbrochen, weil die Theilungen in den Furchungszellen in raschem Tempo auf einander folgen. Würde die Aufeinanderfolge der Zelltheilungen eine etwas langsamere sein, so würde sich das Protoplasma mehr gleichmässig im ganzen Zellleibe vertheilen, wie es etwa im unbefruchteten Ei vertheilt war, oder wie wir dies ja bei sämmtlichen Gewebszellen nach jeder Mitose verfolgen können, wo die um das Centrosoma gruppirte achromatische Figur als morphologisch abgegrenztes Gebilde allmählich völlig verschwindet. Anstatt also die sphère attractive als ein Organ zu bezeichnen, das sich stets bei der Zelltheilung vererben soll, glauben wir, verdiente es betont zu werden, dass die Centrosomen sammt der ganzen Kugel der sich an dieselben inserirenden organischen Radien der Zelle sich durch stete Theilung vererben. — Die Sphäre in den Tochterzellen hat aber stets, wo sie überhaupt vorhanden ist, eine rein topographische Bedeutung, nämlich sie zeichnet den centralen Theil von dem von Vacuolen (sagen wir allgemein, von grösseren Deutoplasmamassen) erfüllten peripheren Theile der Zelle aus; die Grenze zwischen diesen Theilen ist mehr oder weniger scharf. Wo aber grössere Deutoplasmaelemente nicht vorhanden sind, trotzdem aber nur in der Umgebung der Centrosomen eine Strahlung sichtbar ist, im übrigen Zellleibe dagegen fehlt, da ist dies Bild dadurch hervorgerufen, dass die peripheren Theile des Mitoms ihre radiale Anordnung vielleicht durch eine netzartige Anordnung verloren, und sie nur noch im centralen Theile behalten haben.

Innerhalb des von Deutoplasmamassen freien Protoplasmahofs kann man um das Centrosoma herum noch einen besonderen Bezirk, den van Beneden als zone médullaire beschrieben hat, sich abheben sehen: „Si l'on examine de plus près la constitution des sphères attractives, on remarque qu'il existe, immédiatement autour des corpuscules polaires, qu'il vaudrait mieux appeller corpuscules centraux, une zone circulaire plus claire, dans les limites de laquelle les radiations sont peu marquées et

peu nombreuses. Elle est délimitée par un cercle de granulations assez volumineuses. Des fibrilles reunissent ces granulations aux corpuscules centraux. Nous donnerons à ces zones centrales des sphères le nom de zones médullaires, en réservant le nom de zones corticales à leur couche périphérique."

Wir geben hier die Beschreibung van Beneden's deswegen wieder, weil sich aus ihr ein Missverständniss in der cytologischen Literatur erklären lässt, das durch die Arbeiten M. Heidenhain's grössere Bedeutung erhalten hat. M. Heidenhain hat durch seine Arbeiten an Leukocyten die Thatsache zu beweisen gesucht, dass „man von einer Astrosphäre (sphère attractive) nur dann sprechen kann, wenn die Hauptsache da ist, nämlich das van Beneden'sche Mikrosomenstratum oder der diesem entsprechende Contour". Und er gelangt zu dem Schluss: „Die van Beneden'sche sphère attractive ist mithin durchaus nicht etwa eine constante Eigenthümlichkeit der centrirten Systeme, sondern sie erscheint nur als ein ganz specielles vereinzeltes Vorkommen, und auch bei Leukocyten ist sie nur während der Zellenruhe, nicht aber während des Ablaufs der Mitose vorhanden."

Darin können wir Heidenhain nach unseren Erfahrungen völlig zustimmen, und auch darin schliessen wir uns ihm an, dass der Ausdruck Sphäre „nur als eine topographische Bezeichnung Geltung haben dürfe", dass die Astrosphäre also kein „Organ" der Zelle darstelle. Aber auf einen Umstand müssen wir hierbei aufmerksam machen: das, was Heidenhain als Sphäre bezeichnet, entspricht nur der van Beneden'schen zone médullaire — das Bild der zone corticale konnte bei Leukocyten absolut nicht vorhanden sein, da dort für gewöhnlich die besonderen Verhältnisse (Deutoplasmamassen), wie bei Ascaris nicht vorhanden sind[1]). Ein genauerer Vergleich der Beschreibung van Beneden's sowie der bezüglichen Abbildungen seiner Arbeit mit unseren Präparaten und den nach ihnen angefertigten Abbildungen (Fig. 1—25) ergibt diese Berichtigung sofort. Wenn wir aber von dieser Verwechselung, welche leicht erklärlich ist, in Anbetracht des

1) Nur wenn im Leukocyten grosse Granulationen angesammelt sind, könnte ein ähnliches Bild herauskommen. Vergl. dazu die Abbildungen in der Arbeit des einen von uns.

Umstandes, dass Heidenhain das Objekt van Beneden's nur aus der Lektüre, nicht aber aus eigener Anschauung kannte, abstrahiren und wenn wir stets anstatt der ganzen Attractionssphäre nur die zone médullaire nehmen, so können wir im übrigen allen Ausführungen Heidenhain's bezüglich der „von einem grösseren van Beneden'schen Körnerstratum abgegrenzten Sphäre" zustimmen [1]).

Aber eins geht aus den obigen Ausführungen hervor, dass der Ausdruck „Sphäre" nunmehr so vieldeutig ist, dass man bei seinem Gebrauch stets hinzufügen müsste, im Sinne welcher Autoren man denselben anwendet. Boveri sucht in seiner neuesten Arbeit diesen Namen in dem Sinne, wie er ursprünglich für Limax (befruchtetes Ei) von Mark angewendet wurde, nämlich zur Bezeichnung des gesammten auf ein Centrosoma centrirten Strahlensystems anzuwenden. Und doch ist der Begriff zur Bezeichnung der Sphäre im Sinne M. Heidenhain's nothwendig, und deswegen möchten wir vorschlagen, die Sphäre im Sinne Heidenhain's als „Mikrosphäre" zu bezeichnen. Der Name gibt schon an, dass dies ein „kleines" kugeliges Gebilde ist, welches sich von der grossen Strahlensonne des Zellleibes als differenzirtes Gebilde heraushebt. Wir könnten für die Mikrosphäre dieselbe Definition annehmen, die M. Heidenhain für seine Sphäre gibt: „Der Begriff der Astrosphäre (sphère attractive) hat nur als eine topographische Bezeichnung Verwendung zu finden. Die Astrosphäre ist kein Organ mit demselben Titel des Rechts, wie der Kern und ist keine constante Eigenthümlichkeit weder der Zelle noch auch der centrirten Systeme. Eine Astrosphäre kommt dadurch zu Stande, dass die inneren Enden der Fäden eines centrirten Systems in

1) In seinem Werk: „Ueber Kern und Protoplasma" erwähnt Heidenhain, dass er innerhalb der Sphäre bei einem einzigen Leukocyten „die Andeutung eines inneren Körnerstratums, wie ein solches von van Beneden an der Grenze von Rinden und Markzone der Sphäre beobachtet wurde", gesehen hat. Wir müssen nun darauf aufmerksam machen, dass innerhalb der zone médullaire (der Mikrosphäre, wie wir sie nennen), öfter, aber durchaus nicht constant, sowohl bei Ascaris als auch bei verschiedenen anderen Zellen noch zarte concentrische Bilder sich merkbar machen. Doch sind es so ungemein zarte Bilder, dass wir auf deren Wiedergabe in den Figuren verzichten mussten.

secundärer Weise durch das Auftreten eines van Beneden-schen Körnerstratums gegen die übrigen Zellbestandtheile hin abgesetzt werden.“ Nur möchten wir den letzten Satz allgemeiner fassen. Da nämlich nicht bei allen Zellen ein typisches van Beneden'sches Körnerstratum auftritt, das Bild der Mikrosphäre trotzdem aber ein sehr deutliches sein kann, so möchten wir sagen: Das Bild der Mikrosphäre kommt dadurch zu Stande, dass die inneren Enden der Strahlen im bestimmten Umkreise um die Centrosomen eine Differenzirung aufweisen, entweder dadurch, dass sie in gleichem Abstande vom Centrosoma plötzlich zarter werden und andere färberische Eigenschaften aufweisen, oder auch dadurch, dass sie durch das Auftreten eines van Beneden'schen Körnerstratums gegen den weiteren Theil der Strahlen abgesetzt werden[1]).

1) Unserer Ansicht nach beruht also das Sphärenbild auf Differenzirungen innerhalb der Protoplasmafäden selbst, wir können also Niessing nicht beistimmen, wenn er aus gewissen färberischen Eigenschaften der Sphäre den Schluss zieht, dass man gezwungen sei „in den interfilaren Räumen der Astrosphären einen besonderen Stoff anzunehmen, welcher von dem Zellprotoplasma verschieden ist und die Astrosphäre zu etwas Besonderem macht“. Niessing vermuthet, dass dieser Stoff das Archoplasma Boveri's sein könne. Wir glauben, dass diese Vermuthung Niessing's zunächst insofern verfehlt ist, als Boveri's Archoplasma gerade das Material für die Strahlung selbst bilden soll. Sodann halten wir überhaupt die Annahme eines besonderen Stoffes zwischen den Fibrillen innerhalb der Sphäre für verfehlt. Die Thatsache, auf der Niessing diese Vermuthung aufbaut: „Macht man die B. E.-H.-Färbung etwas stärker, oder lässt die Farbe etwas weniger ausziehen, so findet man bei Sublimatpräparaten (bei meinen Präparaten auch ohne diesen Kunstgriff) Astrosphären, welche fast so schwarz gefärbt sind als die Centralkörper, wobei aber die Räume in der Nähe der Centrosomen heller bleiben und der schwarze Ton nach der Grenze zu stärker wird“ erklärt sich auf ganz andere Weise. M. Heidenhain hat bereits von seiner Färbungsmethode hervorgehoben: „dagegen haben die Eisenfärbungen die Eigenthümlichkeit, dass sie in einer Minderzahl von Fällen (namentlich an unterdifferenzirten Schnitten) an der Grenze der Sphäre bald ein, bald zwei oder auch mehrere van Beneden'sche Mikrosomen in intensiver Schwärzung oder Bräunung aufweisen.“ Diese Beobachtungen haben wir auch bei Ascaris öfters machen können. An Präparaten, die ohne Vorfärbung mit Eisen-Hämatoxylin behandelt wurden, sahen wir öfters eine Reihe schwarzer Körnchen in concentrischer Lage an der Grenze der Sphäre, bisweilen einen förmlichen Körnerkranz — offenbar gleichfalls grössere

Das Auftreten der Sphäre ist nur an gewisse Stadien des Zelllebens gebunden, und zwar für verschiedene Zellenarten an ein anderes, wie die Untersuchung anderer Objekte uns feststellen lässt. Bei einigen Zellen ist sie nur während des Ruhestadiums, bei anderen dagegen gerade während einiger Stadien der Mitose sichtbar.

So ist z. B., wie M. Heidenhain zuerst hervorgehoben hat, und wie wir aus eigenen Untersuchungen durchaus bestätigen können, nur bei ruhenden Leukocyten eine schöne, durch ein typisches Mikrosomenstratum abgegrenzte Sphäre wahrnehmbar — (dies ist bei allen Thiergruppen der Fall; uns stehen Beobachtungen an Fischen [Selachiern], verschiedenen Amphibien, Säugethieren in reichlicher Zahl zu Verfügung; als Beispiel geben wir in Fig. 50 einen Leukocyten von Proteus, in Fig. 48 und 49 solche von Salamandra maculosa). — Während der Mitose fehlt eine Mikrosphäre vollkommen, und die Strahlen treten ganz gleichmässig gebaut bis an das Centrosoma heran.

Beim Ascarisei, sowie seinen Furchungszellen erhält sich dagegen das Mikrosphärenbild (zone médullaire van Beneden's) durch die ganze Mitose hindurch (vergl. Fig. 1—25).

Bei der Physe ist während der Ausstossung der Richtungskörper anfangs (in den Prophasen) nichts von einer Mikrosphäre zu sehen, die Strahlen sind ohne jede Veränderung bis an das Centrosoma zu verfolgen (Fig. 42, sowie zahlreiche Figuren der Physa-Arbeit), dann aber beginnt in ihrem centralen Bereiche um das Centrosom herum eine ganz bedeutende Differenzirung, die Strahlen werden zarter, verhalten sich Farbstoffen gegenüber anders und eine hellere Mikrosphäre bildet sich aus (Fig. 36—41, 43). Doch ist die Ausbildung der Mikrosphäre keineswegs beständig; in demselben Stadium, wo wir sie einmal typisch ausgebildet fanden, war an anderen entsprechenden Präparaten keine Spur zu sehen, sondern die Strahlen gingen unverändert bis ans Centrosoma. Die Figuren, welche in der Arbeit, die der eine von

---

Mikrosomen, die den Farbstoff festgehalten haben —; an mit Bordeaux vorgefärbten Präparaten war dieses Bild niemals zu sehen. Ebenso nun, wie an wenig differenzirten Schnitten die Strahlen in der unmittelbaren Umgebung der Centrosomen die Farbe mehr festhalten, so können auch die Strahlen da, wo sie die grossen Mikrosomen aufweisen, schwarz bleiben, und so erscheint dann ein Bild, das völlig dem entspricht, was Niessing beschreibt.

uns gemeinsam mit seinem Kollegen veröffentlicht hat, enthalten sind, veranschaulichen dies Verhalten am besten. Hier geben wir nur einige wenige, zum Theil neue Figuren, aus denen noch zu ersehen ist, dass die Mikrosphäre dadurch gerade hervorgerufen wird, dass die Strahlen um die Centrosomen herum plötzlich zarter und feiner werden; ein eigentliches, die Sphäre abgrenzendes Mikrosomenstratum ist nicht zu sehen (vergl. namentlich Fig. 38b, welche die Mikrosphäre der Fig. 38 a unter starker Vergrösserung wiedergibt).

Ganz ähnlich verhält sich die Strahlung, welche mit dem Samenfaden eingeführt wird. Auch da gehen die Strahlen anfangs, während der Annäherung der Spermastrahlung zum Eikern, dicht an das resp. die zwei Centrosomen ohne jede Veränderung heran (Fig. 40—44); ein Bild der Mikrosphäre bildet sich erst später, und zwar wiederum, was den Zeitpunkt anbetrifft, variabel, aus. Auch in dieser Beziehung verweisen wir auf die Abbildungen der oben citirten Arbeit, sowie die Fig. 36—46.

Ganz ähnlich verhalten sich die befruchteten Seeigeleier, wo gleichfalls die Mikrosphäre in der vom Samenfaden eingeführten Strahlung sich erst allmählich im Verlauf des Befruchtungsprozesses ausbildet. Wie der eine von uns für Seeigeleier und für befruchtete Eier von Physa font. hervorgehoben hat, ist das mehr oder weniger deutliche Hervortreten der Mikrosphäre im mikroskopischen Bilde von den angewandten Fixirungsmitteln abhängig. So ist an Sublimatpräparaten bei Seeigeln, bei Physa, bei Ascaris das Bild wenig deutlich, sehr schön dagegen bei Zusatz von Essigsäure zum Sublimat, dann bei Salpetersäure, Pikrinessigsäure u. a. Und auch die Deutlichkeit, mit der die Strahlung innerhalb der Sphäre hervortritt, ist von dem angewandten Fixirungsmittel abhängig. Da dieselbe aber bei Anwendung entsprechender, wenn auch für jede Zelle verschiedener Fixirungsmittel sich wahrnehmen lässt, so glauben wir feststellen zu können, dass die Mikrosphäre durch Modification der Strahlen in der Umgebung der Centralkörper hervorgerufen wird, dass sie somit einen integrirenden Bestandtheil der protoplasmatischen Strahlenfigur der ganzen Zelle bildet und dass die Strahlen sich direkt in die weiteren Theile der Strahlung fortsetzen. Dass in den meisten Fällen, wo um die Centrosomen eine völlig homogene Sphäre beschrieben wird, dies meist nur darauf beruht, dass die

angewandten Methoden die Strahlung nicht zur Anschauung gebracht haben, ist uns sehr wahrscheinlich; absolut leugnen möchten wir die Möglichkeit von homogenen Sphären jedoch nicht; da aber während der Mitose, wenn auch nicht in allen Stadien, dann doch die Strahlung bis an das Centrosom heran beobachtet wird, so kann dies nur auf einem Zusammenfliessen der Radien beruhen, die dann aber sich wiederum differenziren können, also in petentia stets vorhanden waren.

Schliesslich möchten wir hier hervorheben, dass der Unterschied, welcher sich zwischen dem „Mikrosphären"-Theil und dem peripheren Theile für die Polstrahlen ergibt, auch für die beiden Strahlenkegel der Zugfasern, welche gegen die Chromosomen ziehen, sich wahrnehmen lässt, so dass dadurch aus der Mikrosphäre der von diesen Strahlen eingenommene Sector nicht etwa ausfällt, sondern die Mikrosphäre in der That als ein im Durchschnitt völlig kreisförmiges Gebilde sich heraushebt.

Während wir also die Unterscheidung des deutoplasmafreien von dem deutoplasmahaltigen Abschnitt des Zellleibes als besondere Sphähre für überflüssig halten, müssen wir die Abgrenzung einer „Mikrosphäre" als eines besonderen Theils des ganzen Mitoms, des „Aster", wenn sie auch nur an gewissen Stadien des Zelllebens gebunden und keineswegs constant ist, für wichtig halten, da sie auf einer besonderen Differenzirung der Strahlen im centralen Theile der Strahlung beruht, deren Bedeutung allerdings bisher wenig ersichtlich ist.

Der Begriff des Archoplasma.

Dieser Begriff wird von Boveri auf Grund der Bilder, die wir oben besprochen haben, in folgender Weise eingeführt (Ascaris-Arbeit p. 61).

„In meinem oben citirten Vortrag habe ich jene Substanz der Zelle, welche im Moment der Theilung die achromatische Kernspindel mit den beiden Polstrahlungen darstellt, „Protoplasma im engeren Sinne" d. h. in der Beschränkung, welche Kupffer diesem Worte gegeben hat, genannt. Allein ich habe mir nachträglich klar gemacht, dass diese Bezeichnung aus zwei Gründen eine ungeeignete ist. Einmal muss ich mich den Ausführungen Flemming's anschliessen, dass der Gebrauch des Wortes Protoplasma gegenwärtig ein so verschiedenartiger und demgemäss

dieser Begriff ein so verschwommener ist, dass sich eine Beschränkung desselben auf einen einzelnen Zellbestandtheil kaum mehr durchführen lässt und zunächst jedenfalls nur Unklarheit und Verwirrung zur Folge haben muss. Sodann — und dies ist der gewichtigere Grund — ist die Substanz, um die es sich hier handelt, mit dem Protoplasma Kupffer's nicht identisch. Denn es besteht im Ascaridenei neben und unabhängig von derselben das oben bereits erwähnte und in Fig. 10 und 11 gezeichnete Reticulum, das höchst wahrscheinlich dem in anderen Zellen erkannten Fadenwerk gleichzusetzen ist und das sich von jener Substanz nicht nur durch seine Thätigkeit, sondern auch durch sein Verhalten gegen Reagentien ganz scharf unterscheidet. Damit ist aber zugleich der von Flemming für Kupffer's „Protoplasma" eingeführte Name „Filarmasse" und Hansteins-Strasburger's Bezeichnung: „Hyaloplasma" ebenso, wie die Leydigsche Benennung „Spongioplasma" ausgeschlossen. Es ist möglich, dass diese vier Benennungen den Zellbestandtheil, von dem hier die Rede sein soll, mit umfassen; allein wenn dies auch der Fall sein sollte, so bezeichnen sie doch jedenfalls mehr und daneben Teile von ganz verschiedenem Werth. Es ergibt sich also das Bedürfniss nach einem neuen Namen, und so schlage ich gleich hier, um in der Folge alle Umschreibungen vermeiden zu können, den Ausdruck „Archoplasma" vor, eine Benennung, die bequem ist und zugleich durch ihre Ableitung von ἄρχον die Rolle, welche das zu beschreibende Plasma in der Zelle spielt, einigermaassen andeutet."

„Der Nachweis, dass das Archoplasma eine von den übrigen Zellbestandtheilen verschiedene Substanz ist, lässt sich durch eine Reaktion derselben auf Pikrin-Essigsäure führen. Wirkt diese Säuremischung in bestimmter Weise auf das Ei von Ascaris meg. ein, so verquellen alle Bestandtheile der Zellsubstanz: Grundmasse, Fäden, Körnchen und Dotterkörper zu einer homogenen, leicht vacoulisirten, durchsichtigen Masse, in der nur die Structur der Kerne und des Archoplasmas sich erhält[1])."

Es ist sehr zu bedauern, dass Boveri so wenig Beachtung den

1) Boveri selbst hebt hervor, dass dieselbe Reaction von van Beneden durch Eisessig allein erzielt wurde. Es ist interessant, diesen Passus bei van Beneden nachzulesen und zu sehen, wie ganz verschiedene Schlussfolgerungen der belgische Forscher aus derselben Thatsache zieht: „L'acide paraît gonfler les microsomes et résoudre

Beobachtungen und Protoplasmatheorien anderer Autoren geschenkt hat. Seine thatsächlichen Befunde stimmen zum Theil mit denen van Beneden's überein und wir glauben, dass wenn Boveri das Verhältniss seines Archoplasmabegriffs zu anderen Protoplasmatheorien klargestellt hätte, es sich sicherlich herausgestellt hätte, dass sein Archoplasma sich als identisch mit den fibrilles moniliformes du treillis protoplasmique van Beneden's oder mit dem Mitom Flemmings herausgestellt hätte. Aus der von uns oben gegebenen Schilderung der mitotischen Figuren im befruchteten Ascaris-Ei geht am besten hervor, dass wir keineswegs geneigt sind, zur Erklärung der Entstehung, Entwicklung und Rückbildung der achromatischen Figuren eine besondere Substanz anzunehmen, die nicht unter die schon zur Zeit des Erscheinens der Arbeit Boveri's giltigen Begriffe untergebracht werden könnte.

Der Unterschied, der sich zwischen dem Theile des Zellleibes in der näheren Umgebung des Centralkörpers und zwischen dem peripheren, von zahlreichen Vacuolen durchsetzten Theile geltend macht, war es, der van Beneden zur Aufstellung des mehr topographischen Begriffs der Attractionssphäre geführt hat. Derselbe Umstand nun gab Boveri Veranlassung zur Aufstellung seines Archoplasmabegriffs. Die Einführung eines solchen nicht nur neuen Namens, sondern eines neuen Begriffs wäre gewiss wünschenswerth und mit Freuden zu begrüssen, falls dadurch 1) die Bezeichnung für einen wirklich

---

les fibrilles en granulations qui, n'étant plus reliées entre elles, ne permettent plus de reconnaître les fibrilles dont elles proviennent. Tandis que le corpuscule central des sphères attr. reste parfaitement distinct, les rayons qui en partent deviennent indistincts. A la place de la sphère attr. à structure rayonnée, se voit alors une masse uniformément granuleuse, entourant le corpuscule central. Cette masse grace à cet aspect uniformément granuleux, se détache nettement au milieu du protoplasme vitellin, qui présente un tout autre aspect. En outre, tandis que le reste du corps cellulaire se teinte à peine, la masse granuleuse qui répond à la sphère attractive prend une belle teinte vert clair." — Diese Reaction wird deswegen von van Beneden mit folgender Bemerkung eingeführt: „Les oeufs tués brusquement par l'acide acétique pur conservent fort incomplètement les détails de structure du protoplasme. Néanmoins ils se prêtent fort bien à l'étude non de la constitution, mais de l'histoire des sphères attractives." Mit diesen Bemerkungen van Beneden's können wir uns in jeder Hinsicht für einverstanden erklären.

neuen, bis dahin unbekannten Zellbestandtheil gewonnen wäre oder aber 2) wenn durch das Archoplasma von den bis dahin bekannten Zellbestandtheilen eine neue in ihnen enthaltene Substanz hervorgehoben und präcisirt wäre, falls also der Begriff ein engerer wäre, als die bis dahin vorhandenen, oder aber wenn 3) der Archoplasmabegriff zwar ein weiterer wäre, aber dazu dienen könnte, Dinge, die bis dahin als heterogen galten, bei genauerer Analyse jedoch sich als gleichwerthig, als zugehörig, identisch oder verwandt erweisen, in einen Begriff höherer Ordnung zusammenzufassen. Wenn wir nun aber den Zellabschnitt, der von dem sog. Archoplasma eingenommen wird, genauer analysiren, so ergibt die Analyse die Bestandtheile, die wir oben bereits hervorgehoben haben, und die auch van Beneden schon aufs Genaueste erkannt hat: Der Zellabschnitt setzt sich zusammen: aus Protoplasmafäden, den Mitomfäden Flemmings; in den Zwischenräumen zwischen denselben sehen wir im mikroskopischen Bilde hellere Stellen, die wir uns von der homogenen Grundsubstanz erfüllt zu denken haben, in der kleine Deutoplasmakörnchen untergebracht sind. Wir müssen also hervorheben, dass die Analyse der feinen Schnitte uns zu denselben Ergebnissen führt, die van Beneden für das Ascarisei festgestellt hat. Wenn dem aber so ist, dann fällt nicht nur die Nothwendigkeit, sondern auch die Berechtigung für die Einführung des Archoplasmabegriffs. Denn:

1) Derselbe bezeichnet keinen neuen Zellbestandtheil, die damit gemeinten Theile lassen sich sehr wohl in längst erkannte Zellbestandtheile zerlegen, für die feste Begriffe in der cytologischen Literatur bestehen.

2) Der Archoplasmabegriff führt nicht etwa durch Zerlegung eines bereits bestehenden Begriffs und demnach eines bereits erkannten Zellbestandtheils in speziellere Constituenzen zur Gewinnung eines engeren Begriffs, vielmehr lässt sich ganz im Gegentheil das sog. Archoplasma in die genaueren engeren Bestandtheile (Mitomfäden, Deutoplasmakörnchen, homogene Grundsubstanz) zerlegen.

3) Der Archoplasmabegriff fasst nicht verschiedene Theile, die als heterogen galten, aber in Wirklichkeit gleichwerthig sind, nur dass ihre Gleichwerthigkeit nicht erkannt wurde, zusammen, er ist also kein weiterer zusammenfassender Begriff — vielmehr würde er, namentlich wenn man die ganze körnige Kugel in den

Prophasen als Archoplasma bezeichnet, verschiedene ganz heterogene Zellbestandtheile umfassen, die unmöglich unter einen Begriff gebracht werden können und dürfen, denn die körnige Kugel enthält ausser dem stark mikrosomalen Mitom noch kleine Deutoplasmakörnchen.

Was aber die vermeintliche specifische Reaction des Archoplasma auf Pikrin-Essigsäure betrifft, so glauben wir, dass die Reaction völlig gleichbedeutend ist mit der Reaction auf Eisessig, die van Beneden so trefflich charakterisirt und über die wir nach seinen oben citirten Bemerkungen hier keine weiteren Worte zu verlieren brauchen. — Wir müssen die Bedenken, welche viele Autoren, darunter Bütschli, M. Heidenhain, Mitrophanow, Eismond, Reinke, Prenant, v. Erlanger u. a. gegen den Boveri'schen Archoplasmabegriff geltend gemacht haben, völlig theilen.

Wenn nun Boveri in seiner neuen Publication alle bezüglich des Archoplasmas aufgestellten Thesen aufrecht erhält und dann sagt:

„Wenn ich mit diesen meinen ersten Erfahrungen das vergleiche, was ich seither durch neue Beobachtungen an verschiedenen Objekten sowie aus der Literatur kennen gelernt habe, so kann ich nicht zweifeln, dass die Verhältnisse in den meisten Fällen wesentlich andere sind, als im Ei und in den Furchungszellen von Ascaris" —

so müssen wir dem aufs Entschiedenste widersprechen. Die Verhältnisse bezüglich der Structur des Protoplasma, der Vertheilung der Strahlen lehnen sich im Ascaris-Ei und in seinen Furchungszellen ganz typisch an dasjenige an, was die neuesten und genauesten Arbeiten an anderen Objekten ans Licht gebracht haben, zumal wenn man das Verhalten der kleinen Deutoplasmakörnchen und der grossen Vacuolen der Strahlung gegenüber berücksichtigt. v. Erlanger, der ähnlich wie wir, Ascaris-Eier auf Schnitten untersucht hat, gelangt gleichfalls zu dem Schlusse: „Das sogenannte Archoplasma Boveri's oder die Attractionssphäre van Beneden's ist nichts weiter als dotterfreies wabiges Protoplasma, welches sich um den männlichen Pronucleus oder um das oder die Centrosomen ansammelt. Uebrigens lässt es sich leicht feststellen, dass diese Ansammlungen in Zusammenhang stehen mit dem übrigen, ebenfalls wabigen Protoplasma, welches zwischen den Dotterkugeln liegt."

Ja wir müssen den Umstand hier in Erinnerung rufen, dass gerade die Untersuchungen van Beneden's an ganz demselben Objekt unsere Vorstellungen von dem fibrillären Bau des Protoplasma, von dem mikrosomalen Bau der Fibrillen selbst so mächtig gefördert haben, Vorstellungen, welche durch neuere Untersuchungen an anderen Objekten gerade immer neue Stütze erhalten, und deren Richtigkeit sich immer mehr Bahn bricht. Diese Thatsache scheint uns Boveri doch zu sehr zu unterschätzen. — Boveri hebt an mancher Stelle den Unterschied zwischen seinen Beobachtungen und denen van Beneden's hervor; den Grund dieser Differenzen sieht er ganz zutreffend in einer verschiedenen Conservirung des untersuchten Objekts, schenkt aber diesem Umstande unserer Auffassung nach viel zu wenig Beachtung, sondern erklärt überzeugt von dem Vorzug seiner Bilder, dass die Präparate van Beneden's „einen ungenügenden Erhaltungszustand aufweisen", er bezeichnet sie öfters als „höchst mangelhafte Präparate". Und doch müssen wir ganz entschieden die Beschreibungen van Beneden's und demnach die Bilder, die die Unterlage dazu bildeten, für „besser" erklären als diejenigen Boveris. Das Wort „besser" möchten wir nicht missverstanden wissen. Wenn wir eine Zellenart mit verschiedenen Methoden untersuchen, so haben wir ein Kriterium für die Beurtheilung der Wirkungsweise dieser Methode natürlich nicht in dem Objekt selbst, sondern wir können den guten Erhaltungszustand nur darnach beurtheilen, ob sich die Zellstructur mehr oder minder in den Details dem nähert, was uns subtile Untersuchungen an anderen Zellenarten gezeigt haben. Dies haben die Methoden van Beneden's in viel höherem Grade geleistet, als die Boveri's, und unsererseits haben wir uns bemüht, die subtilsten Methoden, über die wir heutzutage in der mikroskopischen Technik verfügen, anzuwenden. Und wir sind zu dem Resultat gelangt, dass die nach diesen Methoden gewonnenen Bilder der mitotischen Figuren von Ascaris in allen Einzelheiten an die feinsten uns bekannten Zellstructuren anderer Zellenarten erinnern.

Wenn nun unsere Präparate[1]) den Nachweis führen, dass

---

1) Wir haben für Ascaris-Eier auch die Boveri'sche Pikrin-Essigsäure angewandt und müssen hervorheben, dass die Präparate weniger gute Bilder lieferten, als andere Conservirungsflüssigkeiten.

die Verhältnisse bei Ascaris nicht wesentlich anders sind, als bei anderen Eiern und Zellen, wenn sie im Gegentheil zeigen, dass sie in allem sich an andere Zellenarten anlehnen und dass wir sogar noch überdies an diesen Eiern über manches Aufschluss erhalten können, was an anderen Zellen mehr oder weniger verdeckt ist, so dürfte es uns wohl erlaubt sein, in diesem Sinne unsere Präparate als „besser" zu bezeichnen und auf Grund derselben die Beschreibungen Boveri's im Vergleich zu denen van Beneden's zu beurtheilen.

Wir haben im Vorhergehenden stets die Vorgänge im Zellleibe erst von dem Augenblick an besprochen, wo die gewöhnliche Mitose im befruchteten Ei beginnt. Die früheren Stadien haben wir deswegen nicht in den Bereich der Betrachtungen gezogen, weil sie für die Beurtheilung des Archoplasmabegriffs absolut belanglos sind. Es ist ganz gleichgiltig, ob wir da in der Zelle ein in Form eines fädigen Netzwerks vertheiltes Mitom oder das Archoplasma Boveri's annehmen. Für beides lässt sich dasselbe sagen, was Boveri (p. 65) sagt: „Schon während der Bildung des I. Richtungskörpers finden wir das Archoplasma, wenn auch weniger verdichtet und nach aussen allmählich sich verlierend, um das Spermatozoon angehäuft; noch früher dagegen lässt sich seine Existenz nicht nachweisen, womit dieselbe jedoch durchaus nicht in Abrede gestellt werden darf. Die optischen Eigenschaften dieser Substanz sind ebenso wenig charakteristisch, dass dieselbe unter den anderen Structuren der Zelle nur in dichter Häufung hervortreten kann."

Sehr interessant für die Beurtheilung der Archoplasmafrage sind die Beobachtungen, welche der eine von uns am befruchteten Ei von Physa fontinalis zu machen Gelegenheit hatte. Wie oben bereits bei Besprechung des Sphärenbegriffs hervorgehoben, besteht dort das Eigenthümliche darin, dass das Aussehen des Zellleibes während des Verlaufs des Reifungs- und Befruchtungsvorgangs sich ändert. Anfangs, bei Beginn des Reifungs- und Befruchtungsprocesses, erscheint dort der Dotter gleichmässig feinkörnig, die Mitose der Richtungskörperbildung, die

---

Der hauptsächlichste Unterschied im Vergleich mit anderen Präparaten beruht darin, dass die Körnelung des Zellleibes in viel stärkerem Maasse hervortritt, als sonst.

mit einer mächtigen Strahlung einhergeht, sowie die Strahlung, die dem Spermakopf vorangeht, unterscheidet sich durch nichts, wenn nicht durch ihre Klarheit und Intensität, von den Strahlungen, die bei jeder typischen Mitose in einer Gewebszelle zu sehen sind; die kleinen Dotterkörner liegen typisch interfilar.

Im weiteren Verlauf des Befruchtungsprocesses ändert sich das Aussehen des Zellleibes ganz auffallend. Es beginnt allmählich, wie oben näher beschrieben, ganz langsam die Entwicklung von grossen homogen aussehenden Vacuolen. Diese Vacuolen beginnen dort in sehr verschiedenen Stadien zu entstehen, einmal früher, ein andermal später (vergl. z. B. in der Physa-Arbeit Fig. 1—22, sowie hier Fig. 36—46); gegen Ende des Befruchtungsprocesses sieht man gewöhnlich den Zellleib von einer Masse dieser typischen Vacuolen durchsetzt. Von Anfang an verhalten sich diese Vacuolen wie etwa grosse Dotterkugeln (vergl. z. B. das Verhalten der grossen Dotterschollen für Cyclops bei Rückert, für Axolotl bei Fick, für Insekteneier bei Henking, für Triton bei Braus und Drüner); sie kommen interfilar zu liegen und zwar in die grösseren interfilaren Räume, werden also mehr nach der Peripherie verdrängt, während die nähere Umgebung der Centrosomen vollkommen von ihnen frei bleibt. Ja auch darin verhalten sich diese Vacuolen analog allen Deutoplasmabildungen, dass eine concentrische Schichtung sich nicht verkennen lässt. Dadurch, dass die kleinen Körnchen die Räume zwischen den Vacuolen erfüllen, kommt eine typische Pseudo-Wabenstructur heraus. Nur in diesen Räumen zwischen den Vacuolen, in diesen Wabenwänden, verlaufen die Protoplasmafibrillen, sie werden sogar von den grossen Vacuolen theilweise zu geschlängeltem, bogigem Verlauf gezwungen.

Wenn also die Vacuolen schon mächtig entwickelt sind, kann man einen centralen und einen peripheren Theil um jedes Centrosoma unterscheiden. Der periphere Theil wird von hellen Vacuolen erfüllt, zwischen ihnen Protoplasmafibrillen. Der vacuolenfreie Theil wäre eine typische Attractionssphäre (im Sinne van Beneden's), Archoplasmakugel (im Sinne Boveri's), in der man in unmittelbarer Umgebung des Centrosomas eine besondere „zone médullaire“ unterscheiden kann. Mit einem Wort: in diesen Stadien haben wir Bilder, welche aufs Genaueste, geradezu überraschend sich an die Bilder bei Ascaris anlehnen.

Der einzige Unterschied ist bei Ascaris der, dass die Vacuolisirung des Zellleibes sich nicht erst allmählich während des Verlaufs des Befruchtungsprocesses herausbildet, sondern von vorne herein im ganzen Zellleibe besteht[1]). Die Befunde an der Physe sind aber in einer Beziehung ungemein lehrreich. Man könnte in den Anfangsstadien keinen einzigen principiellen Unterschied zwischen der wahrzunehmenden Structur des Zellleibes und derjenigen bei der Mitose in jeder beliebigen Gewebszelle feststellen — dann können wir aber stufenweise die Umänderung des Zellleibs und zugleich ihre Ursachen aufs Genaueste verfolgen. Und dabei sehen wir, dass die äusserlich so ungemein augenfällige Differenz im ganzen Baue des Zellleibes (vgl. z. B. Fig. 36—47 sowie die Figuren in der Physa-Arbeit) im Grunde genommen auf einen ganz untergeordneten Umstand, auf das charakteristische, typische Verhalten der Deutoplasmamassen zurückzuführen ist.

Wir glauben, dass wir berechtigt sind, auch bei Ascaris von diesem Standpunkte aus von einem typischen Bau des Zellleibes zu sprechen, der sich absolut durch gar nichts von jedem Zellleibe unterscheidet, vielmehr das, was bei anderen Zellenarten verdeckt oder nur angedeutet ist, hier in exquisiter, ganz charakteristischer Form zeigt.

Wenn wir uns in der Literatur umsehen, so müssen wir bemerken, dass, wenn man die verschiedenen neueren cytologischen Arbeiten liest, man sich des Eindrucks nicht erwehren

---

1) Bei Ascaris sowohl als auch bei der Physe (am Ende der Befruchtung) wäre also zwischen dem inneren Theile des Zellleibes und dem äusseren ein bedeutender Unterschied. Aehnliche Unterschiede haben viele Autoren auch für andere Zellen festgestellt und die beiden Schichten als Markschicht (Endoplasma) und als Rindenschicht (Exoplasma) beschrieben. Wir möchten darauf aufmerksam machen, dass mit der Statuirung der Facta selbst wenig gedient ist, wenn man nicht zugleich sofort analysirt, worauf die Unterschiede beruhen. Da für jede Zellenart die Unterschiede auf besonderen Umständen beruhen, so lässt sich eine allgemeine Charakteristik der Mark- und Rinden-Schicht (auf Grund des Lichtbrechungsvermögens, der Körnelung, der Dichtigkeit) nicht geben, zumal da in vielen Zellen ein solcher Unterschied sich überhaupt nicht statuiren lässt. Für die Mehrzahl der Fälle lässt sich aber allerdings feststellen, dass die wesentlichste Rolle bei diesem Unterschiede die peripher sich ansammelnden Deutoplasmamassen spielen.

kann, dass verschiedene Autoren unter Archoplasma recht Verschiedenes verstehen. Die meisten brauchen diesen Begriff zur Bezeichnung des „Protoplasma im engeren Sinne“, derjenigen Substanz, in der sie den Sitz der hauptsächlichsten Lebensvorgänge, den Sitz der bewegenden Kräfte während der Mitose sehen, also morphologisch genommen: die ganze Spindel sammt der Polstrahlung. Der bequeme Name, der an und für sich nichts von dem histologischen Bau präjudicirt, nur die dominirende physiologische Rolle betont, enthebt den Verfasser der Schwierigkeit, zur Frage über den histologischen Bau des Protoplasma (Mitomtheorie, Fadengerüsttheorie, Wabentheorie etc.) Stellung zu nehmen.

Ja, diese Bezeichnung wurde zum Theil sicherlich auf Theile angewandt, die gewiss mit dem Protoplasma im engeren Sinn, also dem Archoplasma im Sinne Boveri's, nichts Gemeinsames haben, so müssen wir z. B. sagen, dass die Erklärung derartiger ganz specifischer Bildungen, wie sie in der Umgebung der Centrosomen bei Geschlechtszellen, sowohl bei unreifen Eiern als auch bei Spermatogonien unter dem Namen „Nebenkern“, „Dotterkern“ beschrieben werden, auf ganz andere Weise erfolgen muss, als durch den Hinweiss, es seien dies angesammelte Archoplasmamassen. Wir glauben, dass hinter dieser Bezeichnung vorläufig das Bekenntniss verborgen ist, dass uns diese Bildungen absolut räthselhaft sind.

Direkt unvereinbar mit der Beschreibung, welche Boveri von seinem Archoplasma gegeben hat, ist die Annahme Niessing's, der auf Grund von Färbungsdifferenzen innerhalb der Sphäre sagt: „So sind wir also dahin geführt worden, in den interfilaren Räumen der Astrosphären einen besonderen Stoff anzunehmen, welcher von dem Zellprotoplasma verschieden ist und die Astrosphäre zu etwas Besonderem macht. Welcher Art dieser Stoff ist, kann man nur vermuthen. Es ist wohl möglich, dass wir in ihm das zu sehen haben, was Boveri Archoplasma genannt hat.“ Im Sinne Boveri's kann unmöglich die Interfilarmasse Archoplasma sein, denn gerade die Fäden sollen aus Archoplasma aufgebaut sein; die Zwischenmasse nennt Boveri stets homogene Grundsubstanz.

Boveri lässt sein Archoplasma in den Prophasen sowohl im befruchteten Ei als auch in den Furchungszellen in Gestalt zunächst einer, dann zweier ganz getrennten „Archoplasmakugeln" erscheinen. „Die Spindelbildung wird eingeleitet durch die strahlige Metamorphose der beiden Archoplasmakugeln. Aus der gleichmässig granulirten Masse differenziren sich körnige Radien, die zunächst mit ihren peripheren Abschnitten in homogene Fädchen übergehen. Diese Fibrillen strahlen nach allen Richtungen in die Zellsubstanz aus und gewinnen auf Kosten der centralen körnigen Theile immer mehr an Ausdehnung."

Bei diesem Sachverhalt ist es natürlich, dass Boveri eine allmähliche Verkleinerung der Archoplasmakugel annehmen muss, da dieselbe zum Aufbau der ganzen Spindel und der Polstrahlung verwendet werden soll. Und in der That sagt er: „Weiterhin ist die von den radialen Fädchen umgebene Körnchenkugel kleiner, als die ursprüngliche Archoplasmamasse und der Umfang tritt gegen jenen um so mehr zurück, je stärker das fädige Radiensystem entwickelt und je weiter dasselbe in der Zelle ausgebreitet ist."

Nach Abschluss der Karyokinese lässt er dann das Archoplasma in jeder Tochterzelle sich wiederum um das Centrosom zu einer dichten körnigen Kugel contrahiren, die dann bei der nächsten Mitose wiederum denselben Veränderungs-Cyclus durchmacht, wie vorhin.

Demgegenüber müssen wir nun auf Grund unserer Beobachtungen an Ascaris eine solche Verkleinerung der Archoplasmakugel im Verlauf der Mitose entschieden in Abrede stellen. Ein Blick auf unsere Abbildungen (Fig. 1—36) illustrirt am besten das Verhalten des centralen Theils des Protoplasma. Und selbst, wenn eine gewisse Verkleinerung Thatsache wäre, wären die peripheren Theile der Archoplasmakugel ausser Stande, das Material für die colossale Menge von Strahlen (Spindel, Polstrahlung), die in den späteren Stadien der Mitose zu sehen sind, zu liefern.

Ja, bei den meisten Zellen ist das Verhalten geradezu ein umgekehrtes (z. B. auch bei Physa fontinalis). Darauf haben bereits andere Autoren aufmerksam gemacht und nach Beobachtungen an Ascaris, sodann vor allem an Physa fontinalis und anderen Objekten müssen wir Ziegler völlig zustimmen, wenn er sagt:

„Wenn die Zelle sich zur Theilung vorbereitet, so wachsen die Attractionssphären, und gleichzeitig breitet sich die Strahlung weiter aus; wenn die Theilung beendet ist, werden die Attractionssphären kleiner und gleichzeitig geht die Strahlung zurück [1].“

„Demnach verhalten sich die Attractionssphären durchaus anders, als es Boveri für seine Archoplasmakugeln angegeben hat.“

Dieselbe Beobachtung hat Ziegler auch an den Furchungszellen des Seeigels gemacht. Diese Thatsache können wir völlig bestätigen.

Wir können mit einem Wort unmöglich die während der Mitose sichtbaren Strahlungen und ihre Fibrillen als vergängliche Structuren auffassen, welche während der Theilung neu entstehen und nach der Mitose wieder völlig verschwinden sollen.

Wir glauben, dass es viel leichter ist, sich vorzustellen, dass die bei der Mitose auftretenden Spindelfiguren sammt der Protoplasmastrahlung aus dem in der Zelle von vorne herein bestehenden und um das Centrosoma gruppirten Protoplasmagerüst durch Anspannung entstehen, als diese Theile aus einer körnigen Masse unter Einfluss einer absolut unbekannten Kraft erst hervorsprossen zu lassen [2]. Für die Kerne nimmt man ja die ständige Einhaltung einer regelmässigen Gruppirung der chromatischen Elemente, die sich aus dem Tochterknäuelstadium herausgebildet hat und dann mit absoluter Deutlichkeit im Knäuelstadium der künftigen Mitose wiederkehrt, als selbstverständlich an, obwohl doch gewiss bei einigen Kernen im sog. Ruhestadium, nament-

---

1) Aus Gründen dagegen, die sich aus unserer Auffassung der Bedeutung der Centrosomen von selbst ergiebt, können wir natürlich Ziegler nicht zustimmen, wenn er sagt: „Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass das Wachsthum der Attractionssphäre und die Entwickelung der Strahlung dieselbe Ursache haben, und dass diese Ursache ein am Centrosoma sich abspielender Process ist.“

2) Bezüglich der ganzen Strahlenfigur möchten wir das bemerken, was Flemming für die Zugfasern sagt: „Von Boveri weiche ich darin ab, dass ich mir die Bildung der Spindelstrahlen nicht so vorstelle, als ob sie gleich Rhizopodenstrahlen von den Centralkörpern ausgesendet würden, sondern so, dass sie aus den vorhandenen Structuren des Kerns und der Kernmembran durch Attraction von den Centralkörpern und durch eigene Contraction geprägt werden.“

lich auf Schnitten beinahe nichts von der polaren Anordnung der Chromosomen zu sehen ist. Wir glauben, dass die Annahme einer feinen Verbindung zwischen den Körnchen eines feinkörnigen Protoplasma viel weniger Schwierigkeit bereitet, zumal da in den meisten Zellen dieses Fadengerüst mit der grössten Deutlichkeit wahrzunehmen ist.

Boveri sagt: „Es wäre möglich, dass schon in der ruhenden Archoplasmakugel die benachbarten Mikrosomen durch Fibrillen mit einander verbunden sind und so nur die verdickten Knotenpunkte eines feinen Balkenwerks darstellen, welche Structur van Beneden dem ganzen „Protoplasma“ zuschreibt und welche er in der mit Neyt gemeinsamen Arbeit auch für die „sphère attr.“ anzunehmen scheint. Nachweisbar ist jedoch ein solcher Zusammenhang an meinen Präparaten nicht, und ich glaube, dass die Entscheidung dieser Frage mit den gegenwärtigen optischen Hülfsmitteln überhaupt kaum möglich sein dürfte.“

Wir müssen nun hervorheben, dass wegen der engen Aneinanderlagerung der grossen Mikrosomen die kleinen Verbindungsfäden, die nach Ablauf der Mitose noch feiner und dünner geworden sind, sich schwer nachweisen lassen, aber an dünnen Schnitten kann man sich bestimmt von ihrer Existenz überzeugen. Und van Beneden hat gewiss Recht: „il est impossible de se rendre compte, sans cette hypothèse, des différences que l'on constate dans l'aspect du protoplasme tantôt finement ponctué tantôt pourvu de microsomes relativement très gros.“ Es wäre sonst absolut undenkbar, unter dem Einfluss was für welcher Kräfte „die einzelnen Körner, die sich bisher in keiner besonderen Weise gruppiren liessen, nun eine deutlich radiäre Anordnung um ihr Centrosom gewinnen“ und wie dann aus ihnen durch Verwachsung Strahlen entstehen sollen. Zumal da doch die Verbindung zwischen den Mikrosomen bei anderen Zellen sich noch viel deutlicher als bei Ascaris wahrnehmen lässt.

Diese dauernde Centrirung des ganzen Cytomitoms, überhaupt aller geformten Zellbestandtheile ist mit dem grössten Nachdruck von van Beneden, Flemming, Rabl betont worden, und zwar sowohl für die Zeit der Zellenruhe, als auch für die Zeit der Zelltheilung; diese Anschauungen bieten die Grundlage der meisten Arbeiten über die Mitose. Durch die

Untersuchungen M. Heidenhain's an Leukocyten ist es über allen Zweifel sicher gestellt worden, dass in dieser Centrirung des Cytomitoms nichts für die Zelltheilung Specifisches, sondern ein allgemeines Princip der Zellstructur erblickt werden muss. Eine ebenso bedeutende Stütze für diese Lehre bieten die neueren Arbeiten über die Structur der Ganglienzellen und wir können völlig die Bemerkung Bühler's unterschreiben, welche er den Autoren gegenüber, welche die Persistenz der organischen Radien während der Zellenruhe in Abrede stellen und eine jeweilige Neubildung derselben bei der Zelltheilung vom dynamischen Centrum aus annehmen, macht: „Damit, dass ich dies Radiensystem in voller Ausdehnung in Ganglienzellen auffand, also an Zellen, die doch nach allgemeiner Anschauung die conservativsten des Körpers sind, Zellen, die in reifem Zustande Theilungen nicht mehr eingehen, glaube ich den Beweis erbracht zu haben, dass nicht nur das dynamische Centrum der Zelltheilung in Gestalt der Centralkörper, sondern das gesammte System der organischen Radien einschliesslich der Attractionssphäre dauernd in ruhenden Zellen sich erhält". Die Bilder zwingen uns geradezu zu der Annahme, dass die nachträglich bei der Mitose mit so ungeheurer Deutlichkeit auftretenden Strahlen von vorne herein in der ruhenden Zelle da sind, wenn auch in weniger morphologisch wahrnehmbarem Zustande, weil sie auch physiologisch noch nicht thätig sind. Je mehr aber die Fäden in Thätigkeit sind, desto mehr werden sie angespannt und einzeln wahrnehmbar.

Dass dies nicht etwa eine Hypothese, sondern eine Thatsache ist, beweisen uns am besten die Verhältnisse, die der eine von uns bei der Physa genau verfolgt und daselbst sowohl als auch hier oben bereits näher besprochen hat. Die mächtige Spermastrahlung ist im befruchteten Ei der Physa solange zu sehen, bis sie sowohl als auch die beiden Geschlechtskerne ihre definitive Lage eingenommen haben, sie durchsetzt in starken Zügen den ganzen Zellleib (vergl. die Figuren der Physa-Arbeit sowie hier Fig. 41—45). Nun folgt ein Stadium (vergl. oben), wo die Kerne ein längeres Vorbereitungsstadium durchmachen. Man sieht nun während der Zeit die Strahlung bis auf einen ganz geringen, minimalen Ueberrest schwinden (vergl. Fig. 46). Solange also die Bewegung der Strahlensysteme mit ihren Centrosomen dauert, sehen wir die Strahlen, die in Thätigkeit (in physiologischer

Erregung) sind, sehr stark angespannt. Doch als sie einmal ihren Zweck erfüllt haben, hört ihre Thätigkeit auf eine Zeit lang auf, denn die Umänderung der Kerne geht unabhängig davon einher. Erst wenn die Kerne das Vorbereitungsstadium durchgemacht haben, fällt den Protoplasmastrahlen wieder eine thätige Rolle zu, und da wird die Strahlung von neuem sehr mächtig und stark. Während der ganzen Zeit also, wo die Thätigkeit der protoplasmatischen Strahlen nicht in Anspruch genommen wird, wo sie keine Aufgabe zu erfüllen haben, geht mit ihnen dieselbe Veränderung vor, die nach jeder Mitose an jeder Zelle, wenn sie ins Ruhestadium übergeht, in dem protoplasmatischen Fadengerüst wahrzunehmen ist: die Strahlung wird undeutlich, geht in eine netzförmige Anordnung über, oder sie verliert sich in einer „entsprechenden molecularen Gruppirung", die dann im gegebenen Augenblick durch eine der physiologischen Erregung entsprechende histologische Differenzirung wieder in Strahlenform sichtbar wird. In Anbetracht des ganzen weiteren Verlaufs des Processes können und müssen wir annehmen, dass das ganze Strahlensystem (Centralspindel und das Centrosoma, Polstrahlung und die nach den Kernen gerichteten Strahlenkegel) auch hier (Fig. 46), wenn gleich in modificirter Form, vorhanden sind.

Zum Schluss möchten wir unsere Auffassung über den Bau des Zellleibes, wie er sich unseren Beobachtungen zufolge im befruchteten Ei und in den Furchungszellen von Ascaris megalocephala darstellt[1]), wiedergeben:

---

1) Van Beneden sagt p. 572: J'ai distingué dans le corps cellulaire de l'oeuf 1° un réseau, auquel se rattache une couche limitante externe et 2° des éléments remplissant, soit les mailles du réseau soit, ce qui revient probablement au même, de petites lacunes creusées dans la substance réticulée ou dans celle qui constitue la couche limitante. Ces éléments, qui n'ont qu'une existence éphémère sont les sphères hyalines, les gouttelettes homogènes et les corpuscules réfringents. Le réseau, je l'ai appelé le reticulum protoplasmique; il est formé par une substance à laquelle je crois devoir réserver le nom de protoplasme. Les éléments figurés qui remplissent les vacuoles creusées dans ce protoplasme forment ensemble le „deutoplasme".

Im ganzen Zellleibe ist ein feines Gerüst protoplasmatischer Fäden ausgebreitet (treillis protoplasmique), welches in einer die Zelloberfläche abschliessenden Grenzschicht seinen Abschluss findet. Gerade für Ascaris lässt sich die Thatsache, dass die Strahlen in der Grenzschicht erst aufhören, mit absoluter Sicherheit feststellen. Boveri hat die Strahlen während der Mitose gleichfalls bis an die Oberfläche verfolgt. Die während der Mitose auftretenden Protoplasmafäden (Fibrillen) entstehen durch Verdeutlichung, histologische Differenzirung aus dem Fadengerüst. Ob die Fäden wirklich netzförmig zusammenhängen, wie van Beneden annimmt, lässt sich selbst an dünnen Schnitten nicht mit voller Sicherheit entscheiden, wenn auch die Bilder dafür sprechen. Die um die Centrosomen gruppirten Protoplasmafibrillen haben einen exquisit mikrosomalen Bau [1]). Die Mikrosomen, die durch Bindeglieder verbunden sind, liegen in allen Fibrillen, insofern nicht bestimmte Gruppen derselben in höherem Grade in physiologischer Erregung, im Contractionszustande sind, in gleichen Abständen vom Centrosoma. Daraus resultirt die Abgrenzung eines Gebiets um das Centrosoma herum, sowie eventuell mehrere concentrische Kreise, also abgesehen von der durch das van Beneden'sche Körnerstratum abgegrenzten „Mikrosphäre" (Sphäre im Sinne M. Heidenhain's) noch das „Phänomen der concentrischen Kreisfiguren". In diese mikrosomal gebauten Fibrillen, die zusammen also dem Mitom, der Filarmasse, Spongioplasma, Reticulum d. Aut. entspricht, hat van Beneden mit aller Bestimmtheit den Sitz der contractilen Kräfte des Protoplasma, also der bei der Mitose wirksamen Zugkräfte verlegt. Die aus dem Protoplasmanetz durch Anspannung hervorgehenden Strahlen hat er uns als contractionsfähige und ausdehnungsfähige Fäden auffassen gelehrt (les fibrilles du treillis protoplasmique sont les agents de la contractilité du protoplasme).

Dans mon opinion les éléments deutoplasmiques constituent des produits de l'activité formative de l'ovule primordial; ils se forment secondairement dans le protoplasme qui, au début, constitue à lui seul le corps cellulaire.

1) „Fibrilles moniliformes des asters et du fuseau achromatique", „les microsomes sont reliés entre eux par des fibrilles d'une extrême ténuité".

Man kann die Protoplasmafäden direkt, wie dies van Beneden, Heidenhain u. v. a. thun, mit den Muskelfibrillen vergleichen (Muskelfadentheorie, Ziegler, théorie des fibrilles musculaires, van Bambeke).

Wir glauben, dass unsere an dünnen Schnitten gewonnenen Erfahrungen völlig die von van Beneden an demselben in toto studirten Objekte gewonnenen Vorstellungen bestätigen, nämlich (p. 576): „l'identité essentielle des fibrilles moniliformes et des fibrilles homogènes du protoplasme. Dans mon opinion toute fibrille apparaissant au microscope comme une simple ligne dépourvue de toute varicosité s'est formée aux dépens d'une fibrille moniliforme formée de microsomes rattachés les uns aux autres par des segments des fibrilles unissantes. On trouve toutes les transitions possibles entre les unes et les autres; tout aster jeune est formé de fibrilles moniliformes; plus tard seulement la substance des microsomes paraît se répandre uniformément le long du filament qui devient alors homogène."

Auch Boveri sieht im Verlauf der Mitose die fädigen Radien „von Strecke zu Strecke deutlich zu Körnchen angeschwollen". „Diese Umwandlung rosenkranzartiger Fäden in homogene dadurch, dass die Anschwellungen sich gleichmässig über die Länge der Fäden ausbreiten", nimmt Boveri gleichfalls im Anschluss an van Beneden an. Für den Zustand der Ruhe nimmt jedoch Boveri, wie oben hervorgehoben, diesen Zusammenhang der benachbarten Mikrosomen durch die Längsfädchen nicht an.

Sowohl van Beneden als auch Boveri lassen die Protoplasmafibrillen der Polstrahlung sich unter sehr spitzem Winkel in zwei Aeste spalten, so dass dadurch die Zahl der Strahlen in der Zellperipherie weit bedeutender ist, als gegen das Centrosoma hin. Diese Thatsache wird auf Schnitten völlig bestätigt; Boveri müssen wir darin zustimmen, dass diese Spaltung der Radien nicht auf zwei bestimmte Kreise, wie van Beneden und Neyt es angeben (nämlich die Grenze der zone médullaire und die Grenze der zone corticale der sphère attractive), beschränkt ist, sondern an ganz beliebigen Stellen erfolgen kann.

„Les mailles du treillis sont occupées par une substance hyaline pour laquelle j'adopte le nom de substance interfibrillaire."

Diese homogene nicht weiter structurirte Masse hat die verschiedensten Bezeichnungen (Paramitom, Interfilarmasse, Hyaloplasma, Paraplasma, Enchylema), wir wollen einfach die Bezeichnung „homogene Grundsubstanz [1]) beibehalten, die auch Boveri in seiner Schrift anwendet. — Diese Interfilarmasse für die eigentlich lebende Substanz zu halten und vor allem in sie die Contractilität zu verlegen, wie einige Autoren dies für andere Zellen thun, halten wir für unmöglich — diese Hypothese ist angesichts der bei der Mitose direkt wahrnehmbaren Bilder unhaltbar. Dass die Interfilarmasse eine hohe Bedeutung hat, ist unzweifelhaft, aber wir würden ihre Bedeutung vor allem in trophischen Vorgängen suchen — der Name Trophoplasma würde nach der physiologischen Bedeutung sicherlich auf dieselbe passen, im Gegensatz zu dem Kinoplasma=Mitom. Wir glauben das Mitom und die homogene Grundsubstanz als das „Protoplasma" zusammenfassen zu müssen — wir gebrauchen diesen Ausdruck in dem Sinne, wie es Waldeyer neulich vorschlägt, lediglich substantiell, materiell. Wir bezweifeln, ob es noch möglich sein wird, wie es van Bambeke vorschlägt, das Wort Protoplasma in dem ursprünglichen Sinne anzuwenden „de donner le nom de protoplasma, non seulement au contenu, mais à l'ensemble des parties vivantes de la cellule" — wobei dann gleich Strasburger und Delage, van Bambeke vorschlägt: „On donne le nom de cytoplasma au protoplasma du corps cellulaire pour le distinguer de celui du noyau qui devient nucleoplasma." Diese nach van Bambeke geschichtlich einzig richtige Bezeichnung wird kaum durchführbar angesichts der Thatsache, dass „presque tous les histologistes désignent par l'expression protoplasma, simplement le corps ou contenu cellulaire".

Alle anderen im Zellleibe sichtbaren Theile liegen interfilar und sind als Deutoplasmamassen aufzufassen, also die grossen hellen Vacuolen und die kleinen Dotterkörnchen. „Les sphères hyalines, les gouttelettes homogènes, les corpuscules réfringents du vitellus sont d'origine interfibrillaire et occupent les mailles

1) Der Name „Cytolinin, den Waldeyer vorschlägt, scheint uns für diese Substanz, die wir im ganzen Zellleibe gleichmässig vertheilt annehmen müssen, wenig passend; Waldeyer's Bedenken gegen diese Bezeichnung theilen wir vollständig.

du treillis protoplasmique énormément etendues.“ — Die hellen Vacuolen (sphères hyalines van Beneden's) würden wir für Differenzirungsprodukte der homogenen Grundsubstanz auffassen. Dass die dieselben erfüllende, höchstwahrscheinlich zähflüssige Masse mit der homogenen Grundsubstanz nicht identisch ist, ergiebt sich aus ihrem Verhalten während der Mitose, während der sie stets ihre Selbstständigkeit gegenüber anderen Zellbestandtheilen beibehält. Durch das Auftreten der hellen Vacuolen gewinnt die Zelle ein wabiges Aussehen; unserer Ansicht nach ist dies nur eine secundäre Erscheinung. Die Wände der „Pseudo-Waben“ werden von der homogenen Grundsubstanz gebildet, in der die Mitomfäden verlaufen; in ihr sind ausserdem kleine Granula eingelagert, so dass noch ein zweites System von kleineren Pseudo-Waben entsteht. Das ferner in diesen Pseudo-Waben selbständige Fibrillen verlaufen, ist an Schnitten mit aller Sicherheit festzustellen. Wir glauben, dass eine eingehende Untersuchung dieses Objekts gerade dazu führen wird, was Flemming als Postulat hinstellt, wenn eine Verständigung zwischen der Fadengerüsttheorie und der Schaumstructurtheorie erreicht werden soll: „Es müsste also wohl noch das Zugeständniss hinzukommen, dass, eine allgemeine Geltung des Wabenbaues vorausgesetzt, innerhalb der Wände dieses Fachwerkes noch besonders differenzirte Fasergebilde vorliegen können, und zwar nicht bloss in Ausnahmefällen, sondern bei Thierzellen wenigstens, als ganz regelmässige Structuren; dann wäre der Gegensatz so ziemlich ausgeglichen.“

Ausserdem scheinen uns nun gerade die Untersuchungen der befruchteten Eier und der Furchungszellen von Ascaris geeignet, dazu zu führen, anstatt der Wabenstructur die in neuerer Zeit von Reinke, Waldeyer u. a. postulirte Pseudowabenstructur festzustellen. Das Verhalten der Deutoplasmamassen während des Ablaufs der Mitose, namentlich die verschiedenen Verschiebungen, welche sie erfahren, sprechen bei diesem Objekt gegen die Annahme von wirklichen Waben; — wenn die Deutoplasmamassen in wirklich geschlossenen Waben lägen, könnten sie diese Umlagerungen nicht erfahren.

Schliesslich sei noch ausdrücklich hervorgehoben, dass man bei Anwendung verschiedener Fixirungsmittel auch sehr verschiedene Bilder der Zellstructuren erhält, so dass man erst ver-

schiedene Präparate mit einander vergleichen muss, um eine richtige Vorstellung von denselben zu erhalten. Wir können Boveri völlig zustimmen, wenn er sagt: „Was vor allem eine richtige Vorstellung erschwert, das sind die ausserordentlich wechselnden Bilder, die man mit verschiedenen Reagentien, ja mit einem und demselben Reagens erhält."

Diese Unterschiede fallen sowohl an Schnittpräparaten als auch, und zwar in viel höherem Grade, an Eiern in toto sofort auf, vergl. die Bilder von Eiern in toto der Fig. 26—31 mit denen der Fig. 32—35.

Aber gerade ein Vergleich der verschiedensten Bilder hat uns dazu geführt, für das Protoplasma die Fadengerüsttheorie anzunehmen, die ja gerade für dieses Objekt aufs Nachdrücklichste von van Beneden behauptet wurde. Untersuchungen über den Bau des Protoplasma bei Leukocyten der verschiedensten Thiere, an befruchteten Seeigeleiern und ihren Furchungszellen, ebenso an befruchteten Eiern von Physa fontinalis und ihren Furchungszellen führen uns nothwendiger Weise zu denselben Anschauungen über den Bau des Protoplasma, die von Flemming, van Beneden begründet, von einer ganzen Anzahl von Autoren vertreten werden, um nur die neuesten zu nennen: Carnoy, Ballowitz, van Bambeke, van der Stricht, M. Heidenhain, Meves, Niessing, Drüner, Reinke.

Die van Beneden'schen „cônes antipodes" und „anneaux subéquatoriaux".

Van Beneden hat, wie oben bereits hervorgehoben, auf Grund seiner Untersuchungen an Ascaris megalocephala den Satz ausgesprochen, den sämmtliche neuere Arbeiten über den Mechanismus der Mitose bestätigen und im Einzelnen näher ausbauen.

„Dans notre opinion tous les mouvements internes qui accompagnent la division cellulaire ont leur cause immédiate dans la contractilité des fibrilles du protoplasme cellulaire et dans leur arrangement en une sorte de système musculaire radiaire, composé de groupes antagonistes, le corpuscule central joue dans le système le rôle d'un organe d'insertion." — Die Arbeit van Beneden's hat das grosse Verdienst, uns die ganze achromatische Strahlenfigur als den mechanischen Apparat, der die

Entfernung der Tochterchromosomen und auch die Zweitheilung des Zellleibes bewerkstelligt, zu beurtheilen gelehrt zu haben.

Unter diesen Strahlen unterscheidet er als „cônes principaux“ die beiden Strahlenkegel, welche die Chromosomen mit den Polkörperchen verbinden und schreibt ihrer Contraction eine grosse Bedeutung für die Bewegung der Chromosomenhälften gegen die Pole selbst zu [1]).

In der Polstrahlung unterscheidet er einen besonderen Abschnitt, der den „cônes principaux“ in seiner Lage gerade entgegengesetzt ist: „de même il existe des cônes antipodes dont les centres répondent aux corpuscules centraux, tandis que leurs bases sont dirigées vers les pôles de la cellule en voie de division. Les fibrilles qui constituent autant de génératrices de ces surfaces coniques sont plus épaisses que celles qui sont plus voisines de l'axe de la figure et aussi que celles qui sont situées à la surface de la cellule suivant une circonférence concentrique au pôle, et l'on distingue, suivant cette circonférence, un faible sillon que l'un de nous a figuré, sans en connaître la signification. Nous signerons sous le nom de cercle polaire la portion légèrement saillante de la surface de la cellule délimitée par cette circonférence. Ces cercles super-

---

1) Boveri meint: „Die Behauptung nun, dass die Trennung der Tochterplatten durch die Contraction der Spindelfasern bedingt sei, ist nur zum kleinsten Theile richtig. Denn es handelt sich bei dem Vorgang des Auseinanderweichens im Wesentlichen nicht um eine Bewegung der Tochterelemente gegen die Pole, sondern um eine Bewegung der Pole selbst, die die mit ihnen verbundenen Chromatinfäden einfach nachziehen.“ Er sieht also „den wesentlichen Faktor bei der Trennung und Entfernung der Tochterplatten in der Verkürzung der Polkegel“, während die Spindelfasern „fast nur als Verbindungsglieder eine Rolle spielen“. Unseren Präparaten zufolge sind beide Strahlengruppen hierbei thätig betheiligt, von denen einmal die eine, ein andermal die andere mehr activ hervortritt. Diese individuell schwankende Betheiligung ist von anderweitigen Veränderungen in dem übrigen Theil der Polstrahlung abhängig, auf die wir hier nicht näher eingehen können und deren Besprechung sich der eine von uns vorbehält. Unseren Präparaten zufolge haben den „hauptsächlichen“ Antheil an dem Auseinanderweichen der Chromosomen für gewöhnlich die Zugfasern, nur wenn — was sehr häufig vorkommt — die cônes antipodes sich früh zu contrahiren beginnen und dadurch die Pole selbst sich entfernen, wird eine bedeutendere Verkürzung der Zugfasern überflüssig und unterbleibt deswegen.

ficiels se voient très distinctement, si l'on suit au microscope les phases successives de la segmentation, dans un oeuf vivant. Ils se conservent même parfois dans les oeufs fixés par les réactifs." Die hohe physiologische Bedeutung dieser „cônes antipodes" während der Mitose, in deren Contraction die unmittelbare Ursache für manche während der Mitose auftretenden Bewegungen, namentlich für die Entfernung der Spindelpole und somit für die Verlängerung der Spindelachse zu suchen ist, ist von vielen Autoren auf Grund von Untersuchungen auch an anderen Objekten vollauf gewürdigt und hervorgehoben worden. Nur ist eine scharfe Abgrenzung derselben gegen die übrige Polstrahlung nicht beobachtet worden. Auch für Ascaris megalocephala konnte Boveri die durch Contraction der cônes antipodes hervorgerufene Einsenkung der Zelloberfläche nicht bestätigen. Auch unsere Präparate weisen von einer solchen Einsenkung keine Spur auf, vielmehr ist in den Stadien, wo durch Contraction der Polkegel die Pole der Zelloberfläche bedeutend genähert worden sind, der Uebergang zwischen den kürzeren in der Richtung der Zellachse contrahirten Polradien und den längeren seitwärts gehenden Polradien ein ganz allmählicher (vergl. die Figuren). Ja, dieser plötzliche Unterschied im Contractionszustande der ursprünglich gleich langen organischen Radien der Zelle scheint uns sogar wenig wahrscheinlich.

Unsere Präparate haben uns auch erlaubt, über die Ursachen, welche die van Beneden'schen anneaux subéquatoriaux[1]) hervorrufen, Aufschluss zu erzielen. An Eiern in toto, und zwar nur an diesen, sind dieselben in der That zu sehen, die beiden Theile der Tochterzellen, die einander zugekehrt

1) „Les radiations des asters dirigées vers le plan équatorial n'atteignent pas toutes l'équateur: elles s'arrêtent suivant deux lignes divergentes à partir des extrémités de la plaque équatoriale de la figure dicentrique. Ces lignes divergentes marquent les limites des asters. Elles aboutissent à la surface de l'oeuf suivant deux lignes circulaires parallèles aux cercles polaires, plus rapprochées l'une de l'autre d'une côté de la cellule que de l'autre. Elles délimitent un anneau superficiel. — Diese Ringe nennt van Beneden eben anneaux subéquatoriaux: „Suivant l'équateur de l'oeuf règne un bourrelet équatorial, plus large d'un côté, plus étroit de l'autre. Il est limité par deux cercles subéquatoriaux, concentriques aux cercles polaires."

sind, haben in der That ein anderes Aussehen als der obere Theil der Zelle, der das Centrosoma sammt seiner protoplasmatischen Umgebung birgt (vergl. Fig. 31, 34, 35). Er ist an gefärbten Präparaten viel heller, weniger körnig und weniger von Strahlen durchsetzt, ja an Bildern in toto sind die Strahlen nur spurweise in diesen Ringen bis gegen den Aequator zu verfolgen. Uebrigens können die Bilder in einem und demselben Stadium sehr abweichen, was mit der Fixirungsmethode zusammenhängt. An Präparaten, wo die Strahlung schön sichtbar ist, ist die Abgrenzung der annaux subéquatoriaux sehr undeutlich (Fig. 34, 35), während sie ein andermal sehr scharf hervortritt (Fig. 31).

Eine Einschnürung an der Zelloberfläche, die der Grenze der anneaux subéquatoriaux entspräche, sehen wir nicht. Und wir glauben auch, dass in der Zellstructur des Zellleibes in diesen Phasen keine Vorbedingung für die Nothwendigkeit der Entstehung einer solchen rings herum verlaufenden Furche vorliegt. An gefärbten und dünnen Schnitten lässt sich nämlich feststellen, dass der ganze Unterschied zwischen dem oberen und dem aequatorialen Theile der Zelle wiederum nur durch das Verhalten der grossen Deutoplasmamassen hervorgerufen wird, dadurch nämlich, dass die Vacuolen stets in die grösseren interfilaren Räume, also möglichst weit von dem Centralkörper, als Mittelpunkt, verdrängt werden, während um den Centralkörper sich immer dichter die protoplasmatischen Strahlen gruppiren und nur höchstens für kleinere Körnchen Raum lassen. Aber auch in diesen Theilen kann man stets, wie Schnittpräparate lehren, in den die Vacuolen abgrenzenden Wänden aufs Deutlichste die Protoplasmafibrillen bis zu der Grenzschicht des Protoplasma verfolgen; bei Totalbildern tritt dies natürlich weniger hervor, oder braucht selbst gar nicht sichtbar zu sein. — Mit einem Wort, wir halten die anneaux subéquatoriaux für Bilder, die überhaupt nur bei Eiern in toto, und zwar nur bei solchen, wo ein so auffallender Unterschied zwischen dem peripheren, mit Deutoplasmamassen erfüllten und dem centralen, vorwiegend rein protoplasmatischen Theil des Zellleibes besteht, wahrgenommen werden können. Wir können ihnen daher keine irgendwie grössere Bedeutung für die Mechanik der Zelltheilung zuschreiben und müssen überhaupt die Möglichkeit ihres allgemeinen Vor-

handenseins ausschliessen, denn es ist natürlich, dass an Zellen, in denen keine grossen Deutoplasmaelemente vorhanden sind, also an der Mehrzahl der Zellen dieser Unterschied sich nicht markirt, während an vielen, reich mit deutoplasmatischen Massen beladenen Zellen sich eine solche Abgrenzung des aequatorialen Gebiets recht wohl feststellen lässt.

Wir müssen uns deswegen dagegen aussprechen, die anneaux subéquatoriaux als eine die späteren Stadien der Mitose überhaupt charakterisirende Bildung zu betrachten.

Ueber den Begriff des Centralkörpers[1]).

Die Entdeckung der Centralkörper stammt aus dem Jahre 1876, sie rührt von van Beneden her, der sie zunächst bei Eiern der Dicyemiden entdeckt hat (pag. 49): „il apparaît aux deux pôles du noyau un corpuscule réfringent (corpuscule polaire), autour duquel s'accumulent des granulations très fines."

Nachdem diese „Polkörperchen" an anderen Zellen sowohl von van Beneden selbst als auch von anderen Autoren gefunden wurden, hat sie dann van Beneden auch bei Ascaris beschrieben (1883): „Au centre de chacune des sphères se voit un globule ou une groupe de globules différenciés auxquels je conserve le nom de „corpuscules polaires". De chaque corpuscule central partent radiairement dans toutes les directions, des lignes très fines qui paraissent rattacher au corpuscule polaire les grains achromatiques du contour de la sphère attractive."

Dieselbe Angabe wiederholt sich 1887 in der Arbeit von van Beneden und Neyt: „Il est facile de voir aussi qu'un corpuscule teinté en vert clair siège à chacune des extrémités du fuseau; c'est le corpuscule polaire que l'un de nous a le premier signalé dans les cellules en voie de division mitosique (Dicyemides). Ce corpuscule est formé ici par un amas des granulations."

Wenn wir nun mit diesen Angaben unsere mit Eisen-Hämatoxylin gewonnenen Bilder vergleichen, so können wir nur bestätigen, dass in allen Stadien der Mitose ein deutliches, inten-

1) Wir gedenken hier keineswegs eine Monographie dieses Gegenstandes zu bieten, deswegen besprechen wir nicht alle die Punkte, welche in der erschöpfenden und anregenden Schrift Prenant's enthalten sind.

siv schwarzes Körperchen zu sehen ist. Dass dieses Körperchen noch aus „un amas de granulations“ bestände, dafür liefern unsere Präparate keine Stütze. Es könnte vermuthet werden, dass vielleicht die intensiv schwarze Färbung der Centrosomen vermittelst des Eisen-Hämatoxylins eine genauere (hier körnige) Structur des Centrosoma verdeckt und dieselbe nicht mehr erkennen lässt. Indessen halten wir diese Möglichkeit der körnigen Structur der Centrosomen in diesem Falle für ausgeschlossen und zwar sowohl in Anbetracht der regelmässigen runden Form, welche die Centrosomen an gut differenzirten Präparaten stets aufweisen, als auch in Anbetracht der Formänderung der Centrosomen in gewissen Stadien der Mitose, auf die wir bereits aufmerksam gemacht haben und die wir unten noch genauer besprechen werden — während dieser Stadien erscheinen nämlich die Centrosomen im mikroskopischen Bilde als äusserst feine, in der ganzen Länge gleichmässig dicke Striche, in Wirklichkeit also wohl als gleichmässig platte Scheiben.

Was die Veranlassung gegeben hat zu der Angabe van Beneden's, lässt sich nicht mit voller Sicherheit feststellen, aber wir möchten darauf hinweisen, dass van Beneden's Angaben auf Grund von Beobachtungen an Eiern, die in toto untersucht wurden, gemacht wurden. Da dürfte denn doch die Entscheidung von Thatsachen, die zu den subtilsten Problemen der mikroskopischen Forschung gehören, auf Grund dieser Präparate schwer sein, zumal da, wie wir weiter unten genauer ausführen, die von van Beneden angewandte Färbung mit Anilinfarbstoffen keine für die Centrosomen specifische ist, wodurch andere im Protoplasma liegende Körnchen sowie die verkürzt gesehenen Strahlen eine körnige Beschaffenheit des Centralkörpers vortäuschen können.

Wir möchten uns nicht damit einverstanden erklären, wie es Heidenhain thut, die Angabe: „Ce corpuscule est formé ici par un amas de granulations“ als den van Beneden'schen Centralkörperbegriff hinzustellen. Denn van Beneden hat ja anfänglich 1876 bei Dicyemiden nur „un petit corpuscule au centre de chaque étoile“ beschrieben. Nachdem er das gleiche für Ascaris festgestellt hat, sagt er: „Ce corpuscule est formé ici (!!) par un amas de gnanulations.“ „Jedenfalls liegt hier unserer Ansicht nach der Nachdruck auf dem Wort „ici“.

Diese Angabe darf also jedenfalls nicht verallgemeinert werden, desto weniger, als sie genaueren Untersuchungen zufolge auch für das eine Objekt (Ascaris) keine Geltung hat. Und wenn wir die unzähligen Arbeiten über Mitose lesen und dieselben hinsichtlich der Centrosomen näher prüfen, so werden wir sehen, dass der „Begriff des Centralkörpers" sich gerade in der ursprünglichen van Beneden'schen Fassung erhalten hat, indem fast alle Autoren unter dem Centralkörper einfach „un petit corpuscule au centre de chaque étoile" verstehen.

Nur einige Autoren schliessen sich in dieser Beziehung einer anderen Auffassung an, die von Boveri herrührt und zu welcher derselbe auf Grund von Untersuchungen gerade an demselben Objekt, an Ascaris megalocephala, gelangt ist. — Boveri beschreibt diese Gebilde in seiner Arbeit 1888 folgendermaassen: „Das Archoplasma ist in der Peripherie noch sehr unregelmässig vacuolisirt, in der Mitte dagegen besteht in nicht unbeträchtlicher Ausdehnung bereits eine dichte Anhäufung, und in dieser findet sich, von einem hellen Hof umgeben und durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen von der Umgebung ausgezeichnet, ein kleines kugeliges Körperchen, das ich mit van Beneden und Neyt als „Centralkörperchen" oder als „Centrosoma" bezeichne."

Wir sehen also, dass durch den Ausdruck „Centrosoma" nicht etwa ein neuer Begriff, sondern lediglich ein neuer Name von Boveri eingeführt wurde, ein neuer Name für ein schon seit langer Zeit (1876) bekanntes Gebilde; der Name Centrosoma ist also synonym mit corpuscule polaire, corpuscule centrale (Polkörperchen, Centralkörperchen).

Wir heben dies hervor, weil verschiedene Autoren fälschlicher Weise das Verdienst dieser Entdeckung zu gleichen Theilen unter van Beneden und Boveri theilen möchten, so sagt z. B. Brauer bei der Feststellung des Begriffs des Centrosoma: „Auszugehen haben wir von der Auffassung, welche die beiden Entdecker van Beneden und Boveri gegeben haben [1])." —

---

1) Folgende Bemerkung Boveri's dürfte gewiss auf allgemeinen und einstimmigen Widerspruch stossen: „Ausser Betracht muss bei dieser Beurtheilung bleiben, was etwa früher als Definition des sog. „Polkörperchens" der Spindel aufgestellt worden sein mag. Mit der Entdeckung dieses Körperchens als einer Differenzirung der sog.

Ebenso können wir Bühler nicht zustimmen, wenn er sagt: „Wie man sieht, decken sich die Definitionen der beiden Autoren ganz und gar nicht: ergo, Centrosoma und Centralkörper sind verschiedene Begriffe, und es ist demnach heute nicht mehr gestattet, ein und denselben Gegenstand mit beiden Namen zu belegen.“

Nun weichen Boveri's Angaben bezüglich des Centralkörpers in dem weiteren Fortgang der Mitose sehr bedeutend von denen van Beneden's ab: „In den ersten Stadien, in denen wir die Centrosomen beobachten konnten, zur Zeit, wo noch eine einfache Archoplasmakugel im Ei besteht, sind dieselben sehr klein und deshalb schwer nachweisbar. Während das Archoplasma in zwei Kugeln sich spaltet, quellen sie auf das Vier- bis Sechsfache ihres ursprünglichen Durchmessers auf und erscheinen nun während der Ausbildung der Spindel als relativ grosse blasse Kugeln mit einem kleinen Korn im Centrum. Wenn der Process der Spindelbildung sich seinem Ende nähert, nehmen sie wieder an Grösse ab.“

Während Boveri für die Mehrzahl der Stadien einen hellen Hof beschreibt, der die Centrosomen von dem umgebenden Archoplasma trennt, gibt er für das Stadium, wo die Centrosomen „zu grossen blassen Kugeln mit einem kleinen dichteren Korn angeschwollen sind“, an: „Ihre Begrenzung gegen den hellen Hof, der sie von dem umgebenden Archoplasma trennt, ist in manchen Präparaten sehr schwer nachzuweisen, wogegen sie sich in anderen mit voller Sicherheit feststellen lässt.“

Warum Boveri gerade letzteren Präparaten den Vorzug gibt, wird nicht näher angegeben.

Die Unterschiede, welche sich zwischen seinen Befunden und denen van Beneden's ergeben, discutirt und berücksichtigt Boveri wenig — zu wenig unserer Ansicht nach: Nachdem

---

Kernspindel war zunächst nur eine an sich völlig werthlose Thatsache constatirt, von der gleichen Bedeutungslosigkeit etwa, wie der von mir erbrachte Nachweis eines Centralkorns in dem grossen Ascaris-Centrosoma. Der Begriff des „Centralkörperchens“ oder „Centrosoma“ stammt aus dem Jahr 1887, als gleichzeitig van Beneden und ich jenes Körperchen als dauerndes Zellenorgan nachweisen und seine hohe Bedeutung für die Kern- und Zelltheilung aufdecken konnten“.

er angegeben, dass nach van Beneden die Markschicht von spärlichen radialen Fädchen durchzogen wird, die sich an das Centralkörperchen ansetzen, fährt er fort:

„Von der Quellung dieser letzteren (nämlich der Centralkörperchen), die ich während der Knäuelphase beobachten konnte, wird nichts berichtet. Ob das Körperchen, welches z. B. in Fig. 5 (Taf. I) das Centrum der Kugel einnimmt, dem ganzen aufgequollenen Centrosoma entspricht, oder nur dem centralen Korn desselben, lasse ich dahingestellt sein. Von den radialen Fädchen, die bei van Beneden und Neyt unmittelbar von dem Centralkörperchen ausgehen, ist an meinen Präparaten nichts zu sehen."

Wir möchten weitgehendere Wiederholungen hier vermeiden und deswegen verweisen wir auf die obige Darstellung der Resultate, welche die Eisenhämatoxylinmethode ergibt, sowie auf die beigegebenen Zeichnungen.

Aus denselben ergibt sich mit der grössten Klarheit, dass von Anfang bis zu Ende im Centrum der Strahlung ein schwarzer Körper zu sehen ist. An diesen schwarzen Körper treten die Strahlen unmittelbar heran, durch eine besondere Modification der Strahlen in bestimmtem Abstand vom Centrosoma (durch ein stärkeres Mikrosomenstratum) ergibt sich das Bild eines helleren Hofes, der Mikrosphäre, die aber strahligen Bau hat und deren Strahlen sich direkt in den weiteren Theil der Protoplasmastrahlen fortsetzen.

Somit benehmen unsere Präparate das Recht und die Möglichkeit, dieses hellere Feld (zone médullaire, Mikrosphäre) den protoplasmatischen Strahlen ab- und dem Centralkörper zuzurechnen. Wir glauben auf einen längeren Beweis hierfür desto mehr verzichten zu können, als der eine von uns in einer soeben erschienenen Arbeit denselben Punkt für die befruchteten Echinodermen-Eier näher besprochen hat, die auf Schnitten mit Eisen-Hämatoxylin gefärbt nach Boveri angeblich dieselben Eigenthümlichkeiten bezüglich der Centrosomen aufweisen sollten.

Die Untersuchung der befruchteten Echinodermen-Eier liess den einen von uns feststellen, dass: mit bestimmten Fixirungsmitteln und nach vorsichtiger Behandlung der Präparate die Centrosomen im befruchteten Seeigelei von Anfang bis zu Ende in allen Phasen als kleine Körperchen, die in Eisen-Hämatoxylin

sich schwarz färben, erscheinen, also typische Centrosomen, wie sie fast alle Autoren bei der Mitose von Gewebszellen finden. Bis an diese Körperchen heran kann man, je nach dem Präparat, die Strahlen mit mehr oder weniger Sicherheit direkt verfolgen, nur ist der centrale Theil der Strahlen anders gebaut, weswegen er sich verschiedenen Reagentien gegenüber verschieden verhält. Die verschiedenen Bilder, welche verschiedene diesen Gegenstand behandelnde Autoren erhalten haben, erklären sich aus den verschiedenen Fixirungsmitteln, vielleicht auch aus anderen Modificationen der weiteren Proceduren, die sich der Beurtheilung entziehen.

Sobald wir aber einmal auf diese Unterschiede, welche die verschiedenen Behandlungsmethoden zur Folge haben können, aufmerksam geworden sind, haben wir uns bemüht, auch für Ascaris die Ursache festzustellen, welche zur Aufstellung des Boveri'schen Centralkörperbegriffs Veranlassung gegeben hat, denn mangelhafte Beobachtung konnte bei einem Forscher wie Boveri nicht der Grund seiner abweichenden Bilder und Beschreibungen sein. Und es hat sich bald herausgestellt, dass durch Anwendung bestimmter Methoden allerdings an Ascariseiern in toto[1]) Bilder gewonnen werden können, die in allen wesentlichen Punkten an die Schilderung Boveri's erinnern. Wir haben an Präparaten, welche mit Sublimat fixirt und mit Böhmer'schem Hämatoxylin gefärbt wurden, in der That Bilder wahrgenommen, wo die Centrosomen als grosse Kugeln erschienen, dann folgte ein heller Hof, dann erst der körnige Protoplasmahof (die Archoplasmakugel Boveri's). Wir geben in Fig. 26—31 einige von diesen Bildern; dass sie in der That höchst auffallende Unterschiede von den anderen Bildern darbieten, ist auf den ersten Blick zu bemerken. — Dass aber andere Fixirungsmethoden auch für Eier in toto Bilder liefern, die sich völlig den an Schnitten gewonnenen Bildern nähern, dafür geben

1) Es mag bemerkt werden, dass die in Pikrinessigsäure fixirten, in Paraffin eingebetteten und mit Eisen-Hämatoxylin gefärbten Präparate sich nur wenig von den anderen Präparaten unterschieden. Die Centrosomen lieferten ganz dasselbe Bild wie bei den mit anderen Flüssigkeiten fixirten Eiern, erschienen also als kleine schwarze Körper; der sie umgebende hellere Hof erschien fein radiär gestreift, der weitere Theil des Zellleibes, ausserhalb der Mikrosphäre, erschien, wie oben erwähnt, stärker körnig als sonst.

die Fig. 32—35 einen Beweis, die nach Präparaten aus Alcohol abs. Sublimat-Eisessig mit Alaun-Hämatoxylinfärbung gezeichnet sind.

Wir möchten also nur feststellen, dass die Bilder, welche Boveri beschreibt, lediglich als Folge der von ihm angewandten Methode aufzufassen sind, ähnlich wie wir in demselben Umstand, in den verschiedenen angewandten Methoden die Ursache ähnlicher Unterschiede bei befruchteten Echinodermeneiern suchen mussten; erwähnt doch neuerdings Boveri selbst, dass vielleicht die Unterschiede zwischen seinen Bildern und denen van Beneden's sich „nur aus verschiedener Conservirung erklären" können. Wir sind weit davon entfernt, die Boveri'schen Befunde damit abfertigen zu wollen, dass wir sie als Kunstprodukte hinstellen, wir sind vielmehr der Ansicht, dass die Vorbedingung für diese Bilder in der Structur des Zellleibes in der Umgebung der Centrosomen gegeben sein muss. Und gerade die Existenz der Mikrosphäre (der Markzone van Beneden's) ist die Veranlassung zu Boveri's „Centrosomenbegriff" gewesen. Es lässt sich durch Vergleich der Beschreibung Boveri's mit den Tausenden von Präparaten — gelungenen sowohl als auch weniger gelungenen, denn auch diese sind bisweilen besonders lehrreich — feststellen, dass Boveri unzweifelhaft zu dem eigentlichen Centralkörper noch die zone médullaire hinzugerechnet hat[1]). Auf Grund seiner Untersuchungen an Ascariseiern gelangt auch v. Erlanger zu dem Ergebniss, dass Boveri „in vielen Fällen

---

1) Boveri erwähnt, dass in seinem Institut mit der Eisenhämatoxylinmethode über Centrosomen bei anderen Nematoden-Eiern gearbeitet wird, „für die sich ganz ähnliche Verhältnisse ergeben, wie bei Ascaris. Die Centrosomen sind auf gewissen Stadien zu grossen Kugeln mit einem winzigen centralen Korn aufgequollen, und nur dieses Korn bleibt an guten Eisenhämatoxylinpräparaten schwarz". Dies letztere stimmt mit unseren Resultaten für Ascaris völlig überein: wir hoffen aber, dass die Untersuchung der Präparate — offenbar an Schnitten — zeigen wird, dass die grossen Kugeln Theile der Astrosphäre sind. Boveri tritt neuerdings dem Einwand entgegen, dass sein Centralkorn dem corpuscule central van Beneden's gleichwerthig sei, wogegen sein Centrosoma der Astrosphäre zugehöre und sagt, dass „das kleine Korn wirklich nur eine centrale Differenzirung einer aufs deutlichste begrenzten Kugel ist, die sich von der Astrosphäre aufs schärfste abhebt".

den hellen Hof um das Centrosom, welches der van Beneden'schen „zone médullaire" entspricht, dem Centrosom hinzugerechnet hat."

Häcker hat Ascaris-Eier und Furchungszellen mit verschiedenen Osmiumgemischen — Osmiumessigsäure in Verbindung mit Pikrinsäure, Chromsäure oder Platinchlorid — fixirt und eine Anzahl von Färbungen, darunter die Flemming'sche Dreifachfärbung, angewandt. In den Furchungszellen: „In der Mitte des nur schwach gestreiften Archoplasmas lag, durch etwas dunklere Färbung hervorgehoben, das Centrosoma. Ein Centralkorn war nicht zu erkennen, aber auch ein heller Hof fehlt auf den meisten Präparaten (Pikrinosmiumessigsäure, Hämatoxylin oder Flemming'sche Dreifachfärbung) vollständig."

Wir glauben, dass der Boveri'sche Centrosomenbegriff in Anbetracht der thatsächlichen Befunde unhaltbar ist — unhaltbar für das Objekt selbst, welches Boveri zur Aufstellung dieses Begriffs Veranlassung gegeben hat und noch mehr für andere Objekte. Wir haben an verschiedenen Gewebszellen-Mitosen, sodann an Leukocyten im Ruhestadium (vergl. Fig. 48, 49, 50) die Centrosomen stets als homogene, mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbte Körperchen gesehen, ebenso an den Richtungsspindeln, an den Furchungsspindeln, sowie in den Furchungszellen von Physa fontinalis (vergl. die Figuren der oben citirten Arbeit, sowie hier die Fig. 36—47) und, wie oben bereits hervorgehoben, auch während der Befruchtung des Seeigeleies.

Deswegen sind denn auch die Angaben, welche sich Boveri in der Deutung nähern, nur ganz vereinzelt, während die ungeheuere Mehrzahl der Autoren nur die kleinen Körper (das Boveri'sche Centralkorn) mit dem Namen Centrosoma belegen. Da fast jede neuere Arbeit über Mitose oder über Zellstructur im Ruhestadium, jede Arbeit über Befruchtung u. s. w. Bilder und Angaben, die sich auf das Centrosoma beziehen, enthält, so kann hier unmöglich die enorme Zahl derselben näher besprochen werden — wir möchten deswegen von neueren Autoren nur Flemming, Reinke, Platner, Meves, Moore, vom Rath, Sobotta, Erlanger, Dehler, Bühler, Prenant, Heidenhain, Hermann, van der Stricht, Rawitz,

Drüner[1]), Braus, Wheeler, Mead nennen, welche alle die Centrosomen als kleine homogene Kügelchen beschreiben — wogegen die Autoren, welche Boveri sich anschliessen, nur vereinzelt dastehen, es wären dies Henneguy, Brauer[2]). Für die Vertheidigung, welche der letztere Autor dem Boveri'schen Centralkörperbegriff schenkt, wird wohl Boveri selbst dem Verfasser wenig dankbar sein. Alle diese Autoren suchen es zu rechtfertigen, dass man die Markzone van Benedens zum eigentlichen Centrosoma hinzuzurechnen berechtigt sei. — Auf eine nochmalige Besprechung der Gründe, welche gegen die Hinzurechnung der Markzone zum Centrosoma sprechen, gehen wir hier nicht mehr näher ein, nachdem wir oben diesem Punkte eine genauere Erörterung gewidmet haben. Auch die verschiedenen Bilder, welche die Mikrosphäre um die Centrosomen herum, je nach der verschiedenen Behandlungsmethode bieten kann, haben wir bei Besprechung der Sphäre bereits näher berücksichtigt, so dass wir hier darauf verweisen können.

Ebenso haben wir bereits darauf hingewiesen, dass die Mikrosphäre keineswegs beständig zu sehen ist, und dass sie nur an bestimmte, bei verschiedenen Zellen besondere, Stadien des Zelllebens, einmal ans Ruhestadium, ein andermal an gewisse Phasen der Mitose, geknüpft ist, indem einmal die Strahlen ohne

---

1) Auf die Beobachtungen von van der Stricht, Drüner und Braus möchten wir ein besonderes Gewicht legen, da diese Autoren an demselben Objekt (Furchungszellen von Triton) gearbeitet haben, auf Grund dessen Eismond zu ganz abweichenden Resultaten und deswegen zu einer ganz besonderen Auffassung des Centrosomas gelangt ist, die wir absolut nicht theilen können.

2) Ganz vereinzelt steht bisher die Auffassung Häcker's, der beim Winterei von Sida crystallina ein Centralbläschen, das von einer färbbaren Substanz, der Centrosomahülle, umgeben ist, unterscheidet. „Centralbläschen plus Centrosomahülle stellen also zusammen das Centrosoma Boveri's, das corpuscule central van Beneden's dar" Ob diese Deutung für das Objekt selbst richtig ist, muss dahingestellt bleiben, denn O. vom Rath erklärt Häcker gegenüber: „Ob nun die vom genannten Autor für seine Befunde bei Sida gegebene Deutung von einem besonders grossen Centrosoma die richtige ist, möchte ich nach eigener Betrachtung der Präparate Häcker's bezweifeln." — Flemming hat sich bereits früher gegen eine Verallgemeinerung der Beobachtung Häcker's ausgesprochen, denn er sieht das Centrosoma stets als Körperchen, nicht als Bläschen.

jede bemerkbare Veränderung bis ans Centrosoma selbst herantreten, ein andermal dagegen durch eigenthümliche Differenzirung im Umkreis um das Centrosoma herum das Bild der Mikrosphäre hervorrufen. Diese Ansicht theilen wir mit Vialleton, Prenant. Auch v. Erlanger gelangt zu ähnlichen Schlüssen: „Schon aus dem Fehlen der einen oder der anderen Zone der sog. Sphäre geht mit Deutlichkeit hervor, dass es sich hierbei nicht um Bestandtheile des Centrosomas oder um besondere dauernd vorhandene Zellorgane, sondern um Differenzirungsstructuren des den Centralkörper umgebenden gewöhnlichen wabigen Protoplasmas handelt, welche durch Einwirkung des Centrosomas auf die Zellsubstanz veranlasst werden.“ Nur die letztere Ansicht, dass diese Differenzirung auf eine Einwirkung des Centrosomas auf die Zellsubstanz zurückzuführen ist, scheint uns eines wirklichen Beweises zu entbehren.

Dass auf ältere Angaben bezüglich der Centrosomen, wo noch nicht mit specifischen Färbungsmethoden gearbeitet wurde, nicht allzu viel Werth gelegt werden kann, ist wohl für jeden Histologen selbstverständlich. Deswegen entscheiden neuere Autoren (wie z. B. Korschelt, ebenso Fick) in Anbetracht der von ihnen angewandten für diesen Punkt wenig günstigen Methode die Frage, was in ihren Präparaten als Centrosoma zu bezeichnen ist, überhaupt nicht.

Diesen Punkt hat der eine von uns bereits früher berührt und mehrere Beispiele dieser Art dort angeführt. Hier möchten wir noch die Untersuchungen van der Stricht's am Ei von Amphioxus lanceolatus erwähnen, der an den meisten Präparaten, die mit Flemming'scher oder Hermann'scher Lösung fixirt und mit Safranin-Gentiana gefärbt wurden, keine Centrosomen sah, dagegen „sur des préparations fixées par le sublimé et colorées d'après la méthode de M. Heidenhain on apperçoit au centre de cette masse un corpuscule très ténu, coloré en bleu d'une manière très intense et entouré d'une auréole claire. C'est le corpuscule central, situé au milieu de la zone médullaire de la sphère attractive.“ — Charakteristisch ist die Bemerkung Brauer's, der ja Anhänger der Centrosomentheorie Boveri's ist (Artemia salina): „Auf den Kanadabalsam-Präparaten erscheint das Centrosom als eine grosse helle Kugel, deren Inneres von einem ziemlich grobmaschigen Gerüstwerk von

sehr wenig färbbaren Fäden durchsetzt ist, so dass das Centrosom ganz das Aussehen eines kleinen Kerns darbietet. Ein Centralkorn war nicht zu erkennen. Dagegen habe ich bei einer Untersuchung unter Wasser besonders auf etwas älteren Stadien des Eikerns häufig zwei bis drei stark lichtbrechende Körner im Centrum gesehen, die auf den Canada-Balsam-Präparaten nicht hervortraten und sich auch nicht gefärbt hatten." Die Präparate waren in Sublimat fixirt, mit Alaun-Hämatoxylin gefärbt.

In neuester Zeit hat v. Erlanger Ascariseier ebenso wie wir in Paraffin eingeschmolzen und auf Schnitten untersucht. Er gibt an: „Bei Anwendung der Eisenalaunhämatoxylinfärbung (nach M. Heidenhain und Benda) und schwacher Extraction färbt sich der ganze Centralkörper homogen, bei stärkerer Extraction, und besser noch bei Untersuchung der Schnitte in sehr verdünntem Glycerin nach Färbung in Anilinfarbengemischen (nach van Beneden und Herla), erweist sich der Centralkörper als deutlich wabig gebaut und zeigt die weiter oben beschriebenen Verhältnisse sehr deutlich, natürlich bei sehr starken Vergrösserungen."

Die vorige Beschreibung, auf die er sich beruft, lautet: „Bei sehr intensiver Färbung und Untersuchung in Damarlack besitzt ein nicht in Theilung begriffenes Centrosom annähernd die Gestalt einer homogenen Kugel, bei Untersuchung in verdünntem Glycerin, bei Anwendung einer weniger intensiven Färbung, bietet er das Aussehen der Centrosomen der gefurchten Echinodermeneier, wie es Bütschli in seinem Werke über die Schaumstructur des Protoplasmas dargestellt hat, d. h. es besteht aus einer oder mehreren Waben, welche zu einem unregelmässigen, rundlichen Körper verschmolzen sind, mit verdickten Knotenpunkten."

Wir haben nun die Präparate daraufhin geprüft, und wir können nur mit Bestimmtheit hervorheben, dass bei noch so starker Extraction der Eisen-Hämatoxylinfärbung die Centrosomen, wenn sie überhaupt gefärbt blieben, stets einheitlich schwarz erschienen. Bei bedeutenderer Extraction trat nur der einzige Unterschied hervor, dass das Centrosoma, welches offenbar in seiner oberflächlichen Schicht die Farbe schneller abgab, in der centralen Schicht sie festhielt, dagegen etwas kleiner erschien, aber immer war es einheitlich und gleichmässig glatt an der Oberfläche. Ausserdem haben wir aber die Präparate mit Ani-

linfarbstoffen behandelt, namentlich mit dem Biondi'schen Dreifarbengemisch, und man sah dann inmitten der prachtvoll gefärbten Strahlung ein mit Rubin dunkel gefärbtes Körperchen, das je nach dem Stadium rundlich oder länglich erschien, aber stets, auch bei noch so starken Vergrösserungen einheitlich. Ebenso lieferten dasselbe Bild die Präparate, welche in Hämatoxylin-Alaun allein oder mit Zusatz von Eosin, sodann die in Kernschwarz sowie Kernschwarz-Eosin gefärbten Präparate; der Centralkörper erschien als dunkleres Körperchen, aber stets mit glatter Oberfläche. Diese Präparate lieferten für die Beschreibung v. Erlanger's keine Stütze; ausserdem müssen wir hervorheben, dass, da diese Färbungen eben keine absolut distincte Färbung liefern, sie nicht im Entferntesten dasjenige leisten können, was die Eisen-Hämatoxylinfärbung leistet. Ja, dadurch, dass die Centralkörper, wenn auch intensiver, dieselbe Farbe annehmen, wie die Strahlung selbst, können die Bilder nicht vollkommen scharf sein und dadurch ist der Deutung ein weiter Spielraum gelassen[1]), indem die inserirenden Strahlenenden selbst Auswüchse der Centrosomen vortäuschen können.

Wenn v. Erlanger sich auf die Bilder beruft, welche Bütschli fürs Seeigelei beschreibt, so können wir nur, da wir dasselbe Objekt aus eigener Anschauung kennen, hervorheben, dass wir für dasselbe ein aus mehreren Waben bestehendes Centrosom nicht anerkennen können. Uebrigens glauben wir diese Discussion insofern einschränken zu müssen, als doch die verschiedenen Auffassungen dieser Gebilde von Seiten v. Erlanger's

---

1) Wie vorsichtig man bei Beurtheilung derartiger Bilder sein muss, dafür diene als Beispiel die Bemerkung Flemming's, der in Leukocyten den Centralkörper innerhalb der Sphäre folgendermaassen beschreibt: „als ein einfaches, stark lichtbrechendes Korn, das in Safranin-Gentiana-Orange-Präparaten bei günstigem Ausziehungsgrade hellröthlich gefärbt ist (vergl. viele Fig.), aber auch wo diese Farbe extrahirt wurde, durch seinen Glanz noch recht deutlich vortritt. In einzelnen Fällen erscheint der Centralkörper etwas länglich geformt; die Frage, ob dies nicht auf schräger Ansicht und Mitsehen von verkürzten Sphärenstrahlen beruht, kann ich bei der Kleinheit des Dinges noch nicht entscheiden." Erst durch die Bordeaux-Eisen-Hämatoxylinfärbung, die den Centralkörper intensiv schwarz im Gegensatz zu der rothen Strahlung hervorhebt, ist uns ein Mittel gegeben, derartige subtile Fragen zu entscheiden.

und unsererseits hier in fundamentalen Differenzen bezüglich der Auffassung der Zellstructur überhaupt ihre Ursache haben.

Bezüglich der Gestalt der Centrosomen scheinen einige Zellen, resp. einige Zelltheilungsformen eine ganz besondere Stellung einzunehmen, so die Richtungsspindeln gewisser Thiere sowie die Ganglienzellen. Wir glauben, dass die Discussion über diesen Punkt noch keineswegs abgeschlossen ist und glauben, dass zur Erreichung eines Verständnisses es wiederum durchaus nothwendig ist, dass man diese beiden Zellformen in ihrer Beziehung zu den Beobachtungen an anderen Zellen beurtheilt, nicht aber umgekehrt diese an so specifischen Zellen gewonnenen Resultate auf andere Zellarten ohne weiteres übertragen sollte.

Bezüglich der Ganglienzellen weichen übrigens die Beobachtungen verschiedener Autoren noch bedeutend von einander ab. Lenhossék beschreibt in einer homogenen Centralscheibe (=Markzone van Beneden's) eine ganze Gruppe kleiner Centralkörner.

Dehler: „Die Centralkörpergruppe setzt sich zusammen aus scharf begrenzten kleinen Kügelchen von verschiedener Zahl und Grösse. Besonders deutlich treten die Centralkörperchen hervor, wenn die sie umgebende runde Scheibe in Rubin sich hell röthet; sie liegen stets dicht bei einander und scheinen öfters durch eine schwächer gefärbte Zwischensubstanz verbunden."

Dehler vermuthet, dass hier die Centralkörper sich wahrscheinlich „öfter als nothwendig" getheilt haben.

In dieser Beziehung ist übrigens von Wichtigkeit, dass Bühler's Beobachtungen an den Vorderhirnzellen der Eidechse Ergebnisse geliefert haben, die völlig mit den Beobachtungen M. Heidenhain's für Leukocyten übereinstimmen.

Bezüglich der Differenzen mit Lenhossék's Beschreibung meint Bühler: „Die Differenzen, die sich in der Detailauffassung mit meinen Beobachtungen ergeben, mögen zum Theil durch die Verschiedenheit des Materials bedingt sein."

Auch nehmen einzelne Pigmentzellen, wie durch Zimmermann's Arbeit gezeigt wurde, eine Sonderstellung ein. Wodurch dort die besondere Gestalt der Centrosomen, die als „Centralstäbe" und sogar „Centralnetze" erscheinen, hervorgerufen wird, müssen erst weitere Untersuchungen lehren.

Auf Grund der von uns untersuchten, hier speciell beschrie-

benen Objekte, sowie sämmtlicher anderen Zellenarten, die wir zu sehen Gelegenheit hatten, möchten wir im Folgenden eine Definition des Centrosomas geben ohne damit präjudiciren zu wollen, ob dieselbe für alle Zellen überhaupt Geltung haben wird. Mit den bisher publicirten Beobachtungen lässt sie sich unserer Meinung nach aufs Beste in Einklang bringen: Centrosomen sind Körper, welche gewöhnlich in der Einzahl die Centren der protoplasmatischen Strahlensonnen während der Mitose einnehmen. Die Protoplasmastrahlen lassen sich bis an die Centrosomen heran direkt verfolgen, die Centrosomen sind für die Protoplasmastrahlen (organische Radien der Zelle) Insertionsmittelpunkte. Als solche gehen die Centrosomen auch in die ruhende Zelle nach der Mitose über. Neue Centrosomen entstehen nur durch Theilung des (präexistirenden) vorhandenen Centrosomas. Die Vermehrung der Centrosomen ist an die Mitose nicht gebunden, kann, wie bei Leukocyten und anderen Zellen, auch während des sog. Ruhestadiums eintreten [1]). Die gewöhnliche

1) Waldeyer sagt mit Recht, dass wenn auch die Centrosomen in ruhenden Zellen stets doppelt wären, „so muss doch, da von dem Zwillingskörper je ein Stück bei der Theilung in die eine, das andere in die andere Tochterzelle übergeht, eine, wenn auch noch so kurze Phase vorhanden sein, in der jede junge Zelle nur ein Polkörperchen hat. Man müsste also annehmen, dass sobald die junge Zelle sich eben geformt hat, oder auch schon während ihrer Formirung, das zugehörige Centralkörperchen sich alsbald wieder theilt". — Da Fälle bekannt sind, wo während des Muttersternstadiums auf jedem Pol je zwei Centralkörper als Vorläufer der zweiten Mitose vorhanden sein können, so sehen wir in der That, dass bezüglich des Stadiums, während dessen die Centralkörper sich theilen können, recht grosse Differenzen und ein recht weiter Spielraum besteht. Auf diese frühe Verdoppelung der Sphäre und der Centralkörper bei rasch auf einander folgenden Theilungen haben Henneguy, Schultze, van der Stricht, Flemming u. a. längst aufmerksam gemacht. Wir können die Beobachtung an Präparaten von Physa fontinalis sowie verschiedenen Gewebszellen bestätigen. Bei Ascaris ist dies selten, sehr selten. Jeder Histologe verfügt wohl über genügende Beobachtungen, um Henneguy's Satz zu bestätigen: „Lorsque la cytodiérèse est active, ces organes élémentaires se divisent de très bonne heure, avant la reconstitution du noyau fils; si, au contraire, une periode de repos assez longue sépare deux diérèses successives de la cellule, la sphère attractive et son centrosome restent indivis pour ne se dédoubler que plus tard et déterminer la cytodiérèse."

Gestalt des Centrosomas ist die kleiner runder Kügelchen; Aenderungen in derselben werden entweder durch die Umgebung oder durch Wirkung der an sie inserirenden Strahlen veranlasst. Die schwarze Färbung durch Eisen-Hämatoxylin ist für die Centrosomen charakteristisch.

Die Centrosomen sind besondere, wesentliche Zellbestandtheile, sind morphologisch selbstständige dauernde Organe der Zelle.

Sind die Centrosomen Insertionsmittelpunkte der organischen Radien?

Wir haben oben bereits hervorgehoben, dass unsere Untersuchungen uns in jeder Hinsicht dazu geführt haben, uns als Anhänger der Mitomlehre Flemming's, der Vorstellungen van Beneden's von der Structur des Protoplasma, sowie der im Anschluss daran gewonnenen Vorstellungen M. Heidenhain's zu bekennen. Wir halten auch seine Theorie von der ursprünglichen Identität der Länge der organischen Radien und seines Spannungsgesetzes für die einzige, welche im Stande ist, unsere Vorstellungen von dem Mechanismus der Mitose unserem Verständniss näher zu bringen.

Es ist damit selbstverständlich, dass wir auch Anhänger seiner Theorie der Insertionsmittelpunkte für die Centrosomen sind[1]), welche seitdem auch von anderen Autoren (Niessing,

1) Boveri bekennt sich in seiner neueren Schrift auch zur „Theorie der Insertionsmittelpunkte" und beansprucht sogar das Verdienst, ihr Urheber zu sein. Wenn wir auch mit Heidenhain dieses Verdienst entschieden für van Beneden in Anspruch nehmen müssen, finden wir, dass Boveri in der That diese Theorie mächtig gefördert hat. Nur sind mit dieser Theorie einige Angaben Boveri's nicht gut in Einklang zu bringen. Er sagt: „Das Centrosoma liegt vielmehr als ein ringsum wohl begrenzter, vielleicht stets von einem radienfreien Raum umgebener Körper da. Wenn sich die fertig ausgebildete Strahlenkugel — nach den Zugwirkungen ihrer Fädchen zu urtheilen — als ein im Centrum zusammengehaltenes, in sich verfertigtes System darstellt, so scheint uns das darauf zu beruhen, dass sich die Radien selbst im Umkreis des Centrosomas zu einer einheitlichen Bildung vereinigen, aus der dieses Centralorgan weggenommen werden könnte, ohne dass sich in den mechanischen Verhältnissen etwas ändern würde." Dem gegenüber liesse sich noch sagen, es wäre gleichgültig, ob die Strahlen direkt an das Centrosoma oder

Reinke, Bühler z. Th. Prenant) zum Ausgangspunkt ihrer Ausführungen genommen wird.

Die beiden Bedingungen hierfür scheinen uns im Ascaris-Ei in vollstem Maasse gegeben zu sein: einmal die Insertion der Radien an die Rindenschicht des Protoplasma (Zellmembran), in den Stadien, wo die Strahlung mächtig entwickelt ist, direkt, (was durch unmittelbare Beobachtung festgestellt werden kann), in den anderen Stadien indirekt durch Vermittlung des protoplasmatischen Netzes; — zweitens ihre Insertion an dem Centrosoma.

Unsere Beobachtungen haben uns die Insertion der Protoplasmafibrillen an die Centrosomen direkt durch Beobachtung feststellen lassen. Wir sehen sowohl bei Ascaris, als auch bei Leukocyten, bei der Physe im befruchteten Ei sowohl als auch in den Furchungszellen, sodann bei Echinodermen, die Strahlen bis direkt an die Centrosomen herantreten; wir haben sie bei den meisten Präparaten, wenn nur die Färbung eine gelungene war, direkt bis zum Centrosom verfolgen können.[1]).

---

durch Vermittlung einer einheitlichen Bildung, eines homogenen Hofes, den Boveri wiederholt zwischen seinem Centrosoma und den Strahlen unterscheidet, inseriren. Geradezu unverträglich mit der Theorie der Insertionsmittelpunkte wäre jedoch die Anschauung, für die wir absolut keine Veranlassung sehen: „Direkt unverträglich aber mit seiner (Heidenhain's Ref.) Hypothese sind die Thatsachen, die wir über die Ortsveränderungen der Radiensysteme im Zellkörper kennen. Die beiden Strahlenkugeln verhalten sich — wenigstens auf gewissen Stadien — nicht wie Systeme rings befestigter im Centrum verknüpfter Fäden, sondern wie frei bewegliche, fast möchte ich sagen schwimmende (schwebende) Körper, die als Ganzes höchst beträchtliche Verlagerungen erleiden können.“ — Für derartige Strahlen-Systeme, die wohl typisch gerade bei befruchteten Eiern (Spermastrahlung) zu beobachten wären, lässt sich eben nicht nur annehmen, sondern durch direkte Beobachtung feststellen, dass die Strahlen rings herum nicht frei enden, sondern mit ihren Enden allmählich in das protoplasmatische Netz der Zelle übergehen (vergl. unter anderen die Arbeiten des einen von uns (Echinodermen, Physa fontinalis) sowie Reinke). Für den Mechanismus dieser Radiensysteme ist es nun ganz gleichgültig, ob die Strahlen direkt an die periphere Schicht des Protoplasma befestigt sind oder indirekt vermittelst des protoplasmatischen Netzes.

1) An Präparaten, die mit Eisen-Hämatoxylin gefärbt waren, sahen wir öfters, wenn die Differenzirung noch keine vollständige war,

Nun handelt es sich hierbei um Beobachtungen, die zu den subtilsten Problemen der mikroskopischen Forschung gehören; ein ganz kleiner Mangel der Präparate, der angewandten technischen Mittel u. a. kann sofort andere Resultate hervorrufen; aber auch die subjektive Uebung des Auges des Beobachters, die subjektive Schärfe desselben ist ein nicht unwesentlicher Factor. Indessen handelt es sich doch darum, Thatsachen aufzufinden, die sich als direkte Beweise für oder gegen diese Theorie verwenden lassen, wo zufällige Umstände nicht mehr in Betracht kommen können.

Wir glauben nun, dass gerade bei Ascaris dieser Beweis sich erbringen lässt. Wir haben oben bereits darauf hingewiesen, dass in den Metaphasen, in den Stadien, welche der Muttersternfigur folgen, die Centrosomen an den beiden Polenden der Spindel eigenthümliche Formveränderungen zeigen, dass sie von der runden Form in eine längliche übergehen, dass sie dann vollkommen strichförmig im mikroskopischen Bilde erscheinen und gegen Ende der Mitose, wenn die Einschnürung des Zellleibes bereits erfolgt ist, allmälig wiederum zur runden Gestalt zurückkehren, so dass in den beiden Tochterzellen, wenn die Abschnürung eine vollkommene ist, das Centrosom stets einfach und von runder Gestalt erscheint. Wir haben auch oben bereits betont, dass, wenn man die verschiedenen mikroskopischen Bilder, also Durchschnitte, combinirt, man zu der Erkenntniss gelangt, dass die Centrosomen anfangs kleine Kügelchen sind, die dann allmälig zu rundlichen Scheiben abgeplattet werden und schliesslich wiederum allmälig zur Kugelform zurückkehren.

---

von den Centrosomen noch kurze schwache Striche ab und zu im Umkreis ausgehen, so dass die Centrosomen zackig, wie von feinen Stacheln umgeben aussahen, (eine Andeutung davon in Fig. 13 sichtbar). Dies waren, wie sich feststellen liess, Strahlen, die die schwarze Farbe an der Stelle, wo sie sich an die Centrosomen inserirten, festhielten. Solche Bilder veranschaulichen gerade sehr gut die Thatsache, dass die Strahlen wirklich an das Centrosoma inseriren. Bisweilen färbten sich auch grössere Bündel von Strahlen in unmittelbarem Anschluss an das Centrosoma, so z. B. sehr oft, namentlich an nicht vorgefärbten und einfach mit Eisen-Hämatoxylin gefärbten Präparaten, der an das Centrosoma angrenzende Theil des Zugfasernkegels, so dass dadurch eine Art Kometenform des Centrosomas entstand, ein zufälliger Färbungseffekt, der sich daraus erklärt, dass die hier convergirenden und dicht aneinandergelagerten Strahlen den Farbstoff intensiver festhalten, als die übrigen Theile der Strahlung.

Man könnte vielleicht geneigt sein, diese Formveränderung als die Einleitung der Zweitheilung des Centralkörpers zu betrachten, wie es v. Erlanger, der vielleicht die in die Länge gezogenen Centrosomen vor Augen gehabt hat, wirklich thut[1]). Indessen erscheint das Centrosoma (vgl. die Zeichnungen) nicht etwa hantelförmig, sondern, im mikroskopischen Bilde (gleichgiltig wie die Schnittrichtung gefallen ist) stets gleichmässig in die Länge gezogen, strichförmig, in Wirklichkeit also scheibenförmig. Ueberdies kehren wiederum in späteren Stadien die Centrosomen zu der runden Gestalt zurück und sind dann in den zur Ruhe zurückkehrenden Tochterzellen in der Einzahl vorhanden. Wir haben mit besonderer Aufmerksamkeit die Tochterzellen auf diesen Punkt hin geprüft und haben die Centrosomen bei ruhendem Kern fast niemals doppelt gefunden. Ausnahmen hiervon sind ausserordentlich selten; diese Ausziehung also mit der Zweitheilung in Zusammenhang zu bringen, ist nicht möglich. Wir haben aber ausserdem schon betont, dass die Centrosomen in der Richtung derjenigen an sie sich inserirenden Strahlen ausgezogen sind, welche in den betreffenden Stadien der Mitose sich im Zustande der grössten Dehnung befinden (vgl. oben) und dass in den Stadien, wo die Dehnung im weiteren Verlauf der Mitose infolge der Durchschnürung des Zellleibes aufgehört hat, auch die Gestalt des Centrosoma entsprechend dem gleichmässigen Spannungsgrade der an dasselbe inserirenden Strahlen wieder kugelig wird[2]).

---

1) Henneguy beschreibt in den Blastomeren der Forelle die Sphäre und sagt: „Au centre de cette masse on voit le corps central ou centrosome, dont la forme est allongée suivant une ligne perpendiculaire au grand axe du noyau. Le corps central mesure 3 μ de long et est formé par une granulation centrale acompagnée d'une ou deux granulations plus petites de chaque côté. Les granulations se colorent fortement par la safranine (Fig. 1). Je n'ai pas toujours observé la forme allongée du centrosome; elle peut être globuleuse. Il est probable, que son allongement correspond à la première phase de sa division, qu'on observe nettement plus tard à un stade plus avancé de la division du noyau. La forme globuleuse serait donc la forme normale du centrosome de l'état de repos“.

2) Diese Gestaltveränderung der Centrosomen war auch an Eiern in toto, die mit verschiedenen Fixirungsmitteln behandelt, mit Hämatoxylin-Alaun gefärbt und in Glycerin untersucht wurden, wenn auch natürlich viel weniger deutlich, zu sehen (Fig. 34, 35). Sie kann

Wir glauben nun, dass diese Thatsachen unzweideutig dafür sprechen, dass diese Formveränderung der Centrosomen nur dem Zuge der an die Centrosomen sich inserirenden Radien zuzuschreiben ist, oder mit anderen Worten, dass die Radien, um diese Formveränderung hervorbringen zu können, an den Centrosomen direkt sich festheften müssen.

Andrerseits müssen diese Gestaltsänderungen nothwendiger Weise die Thatsache zur Voraussetzung haben, dass die Radien andrerseits an der Zelloberfläche ihren zweiten, festen Ansatzpunkt in der Grenzschicht des Protoplasma haben, was ja durch direkte Beobachtung für Ascaris sowohl, als auch für andere Zellen nach den neuen Zelluntersuchungen als sicher festgestellt betrachtet werden kann. Schliesslich ist auch als nothwendige Prämisse die Theorie von der ursprünglichen Identität der Länge der organischen Radien hinzustellen, denn nur in diesem Falle kann von einer Dehnung einer bestimmten Strahlengruppe im Verhältniss zu einer andren gesprochen werden.

Unserer Ansicht nach können also die Bilder der Centrosomen im befruchteten Ei und in den Furchungszellen von Ascaris megalocephala nur durch die Theorie der ursprünglichen Identität der Länge der organischen Radien sowie der Theorie der Insertionsmittelpunkte erklärt werden, und ihrerseits geben sie unserer Auffassung nach diesen Theorien eine nicht unwesentliche thatsächliche Stütze. Bei anderen Zellen haben wir nach diesen Gestaltsveränderungen der Centrosomen vergeblich gesucht, bisweilen höchstens Andeutungen derselben gefunden, die aber nicht im entferntesten an die Bilder bei Ascaris megalocephala erinnern; aber auch die Strahlung, die Anspannung der Protoplasmafibrillen war gewöhnlich nicht in dem Masse wie bei Ascaris ausgeprägt.

Grösse der Centralkörper.

Dass die Centrosomen in sehr verschiedener Grösse auftreten können, ist aus zahlreichen Arbeiten bereits bekannt. In dieser Beziehung unterscheiden sich zunächst die Zellen verschiedener Thiere ganz auffallend. Von den zur vorliegenden Arbeit dienen-

---

demnach nicht etwa den Proceduren, welche die Eier behufs Einbettung in Paraffin durchmachen mussten, zur Last gelegt und als Kunstprodukt gedeutet werden.

den Präparaten haben z. B. die Echinodermen sehr kleine Centrosomen, grössere, wenn auch im Verhältniss zur Grösse der Eizellen und Furchungszellen kleine Centrosomen hat Physa fontinalis, bei Ascaris, ebenso bei Leukocyten und Gewebszellen von Wirbelthieren, die in Theilung begriffen sind, sind sie verhältnissmässig gross.

Sodann ist schon mehrfach (Flemming, Hertwig, vom Rath, Prenant, v. Erlanger, Heidenhain) darauf aufmerksam gemacht worden, dass in einer und derselben Zelle die Centrosomen während der Mitose ihre Grösse ändern können, dass sie im Verlauf der Mitose sich vergrössern[1]), dann nach Ablauf derselben wieder kleiner werden. Unsere Beobachtungen an Ascaris, Physa fontinalis und anderen Objekten lassen uns diese Thatsache völlig bestätigen. Nur müssen wir auf einen Umstand aufmerksam machen: Bei der Eisenhaematoxylinfärbung, die eine Reduktionsfärbung ist, hängt von dem Extractionsgrade des Präparats auch die Grösse der Centrosomen ab. Deswegen empfiehlt es sich für Beurtheilung dieser Frage nur Präparate zu verwenden, die mit Bordeaux vorgefärbt wurden, und in denen dann wirklich nur der Centralkörper gefärbt bleibt, denn an Bildern, wo Theile der Strahlung sich noch mitfärben, kann man Bilder erhalten, wo man Centralkörper von ganz colossaler Grösse statuiren könnte. Diese zufälligen Vergrösserungen der Centrosomen, dadurch hervorgerufen, dass sich Theile der umgebenden Strahlung mitgefärbt haben, können ebensowohl die Centrosomen von runder Gestalt, wie die abgeplatteten Centrosomen betreffen.

Wenn wir aber alle zufälligen Färbungsdifferenzen eliminiren, lässt sich feststellen, dass in der That die Centrosomen in den meisten Zellen ganz im Anfang der Mitose als ganz kleine Körnchen erscheinen, dann etwas anwachsen, um nach Abschluss der Mitose

---

1) Bezüglich der Grössenunterschiede, die Boveri bei Ascaris beschrieben hat, verweise ich auf die obigen Ausführungen über den Centrosomenbegriff dieses Autors. Wenn auch die Vergrösserung der Centrosomen bei Ascaris während der Mitose recht deutlich ist, ist sie nicht im Entferntenso bedeutend wie Boveri es angiebt, der in den späteren Stadien Theile der Mikrosphäre zum Centrosoma hinzugerechnet hat. Wir stimmen in dieser Beziehung völlig mit v. Erlanger überein.

wiederum klein zu werden. Dass diese Vergrösserung nicht etwa als Vorläufer einer Zweitheilung des Centrosoms ist, beweist der Umstand, dass das einfache Centrosoma am Ende der Mitose kleiner ist als das Centrosom des vorhergehenden Muttersterns oder Diasters. Andrerseits möchten wir wiederum darauf aufmerksam machen, dass die Vergrösserung keinegswegs an die Mitose gebunden ist, denn an Leukocyten sind die Centralkörper während der Mitose sicherlich nicht grösser als im Ruhestadium.

Dagegen geht mit der Verkleinerung resp. Vergrösserung der Centrosomen eine Veränderung im Zellleibe einher, die wohl in causalem Zusammenhange damit stehen dürfte. Darauf haben uns namentlich unsere Beobachtungen an Physa fontinalis aufmerksam gemacht:

Dort sieht man die Centralkörper der Spermastrahlung zu Beginn ihrer Entstehung klein, dann, als die Spermastrahlung an Umfang und Intensität zunimmt, sieht man die Centrosomen auch vergrössert. Nun aber tritt, nachdem die Spermastrahlung ihre definitive Lage in der Copulationsebene zwischen den beiden Geschlechtskernen eingenommen hat, ein längeres Stadium ein, wo die Kerne ein längeres Vorbereitungsstadium durchmachen und wo, wie oben eingehender bereits besprochen wurde, die Strahlung beinahe spurlos schwindet, um erst nach durchgemachtem Vorbereitungsstadium wiederum mächtig hervorzutreten und die eigentliche Mitose durchzuführen. In der mehrfach citirten Physa-Arbeit wurde bereits darauf aufmerksam gemacht, dass mit dieser Veränderung in der Strahlenfigur auch die Grösse der Centrosomen sich wiederum ändert. Während der Zeit, wo die Strahlenfigur undeutlich wird, sind die Centrosomen minimale Körnchen, dann, wenn die Strahlung von neuem mächtig wird, nehmen auch sie wiederum an Grösse zu.

Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet lässt es sich nun auch erklären, warum in Leukocyten eine grössere Zunahme der Centrosomen während der Mitose sich nicht mehr beobachten lässt. Einfach deswegen nicht, weil in Leukocyten auch im Ruhestadium dauernd eine mächtige Strahlung besteht, deren Mittelpunkt grosse Centrosomen sind.

Wir möchten also die Angabe bezüglich der in verschiedenen Lebensphasen der Zellen zu beobachtenden Grössenunter-

schiede der Centrosomen allgemeiner fassen, wir möchten nicht sagen, dass die Grössenzunahme gebunden ist an bestimmte Phasen der Mitose, sondern, dass sie in Abhängigkeit steht von der Intensität und von dem Anspannungsgrade der an dieselben inserirenden Strahlung.

Literatur-Verzeichniss.

Balbiani, Centrosome et „Dotterkern". Journ. de l'Anat. et de la Physiol. T. XXIX. 1893.

Ballowitz, Fibrilläre Structur und Contractilität. Pflüger's Arch. für die gesammte Physiologie. Bd. 46, S. 433. 1889.

Van Bambeke, Sur un groupement de granules pigmentaires dans l'oeuf en segmentation d'amphibiens anoures et du crapaud commun en particulier. Bulletin de l'académie royale de Belgique. XXXI. 1896.

Derselbe, De l'emploi du terme Protoplasma. Bulletin de la Société belge de Microscopie. T. XXII. 1896.

E. van Beneden, Recherches sur les Dicyémides. Bulletin de l'académie royale de Belgique. 44 Année. 2 Serie. T. 42. 1876.

Derselbe, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand 1883.

Derselbe et A. Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocephale. Bulletin de l'Acad. roy. de Belgique. 1887.

Boveri, Zellstudien Heft I, II, III, Jena 1887—1890.

Derselbe, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verhandlungen der physik.-medicinischen Gesellschaft in Würzburg. XXIX. 1895.

Derselbe, Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Sitzungsberichte d. Gesellschaft für Morphologie und Physiol. München. Bd. II. 1886.

Derselbe, Referat über Befruchtung in Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. (Anatomische Hefte) Bd. I. 1891.

Derselbe, Ueb. d. Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verhandl. d. physik.-medicin. Ges. zu Würzburg. Bd. 29. 1895.

Braus, Ueber Zelltheilung und Wachsthum des Tritoneies mit einem Anhang über Amitose und Polyspermie. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 29.

A. Brauer, Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 42. 1893.

Derselbe, Zur Kenntniss der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XLIII. p. 162.

Derselbe, Ueber das Ei von Branchipus Grubii v. Dyb. von der Bildung bis zur Ablage. Abhandlungen der k. preuss. Akademie der Wissensch. 1892.

Bruyne, C. de, La sphère attractive dans les cellules fixes du tissu conjonctif. In: Bull. Acad. Sc. de Belgique. T. 30. 1895. p. 251—254. 1 Taf. (Z. C-Bl. III. p. 85).

Buehler, Protoplasmastructur in den Vorderhirnzellen der Eidechse. Verhandlungen der physikalisch-medicinischen Gesellschaft zu Würzburg. Bd. XXIX. 1895.

O. Bürger, Was sind die Attractionssphären und ihre Centralkörper? Anat. Anzeiger 1892. Nr. 7 u. 8.

Derselbe, Ueber Attractionssphären in den Zellkörpern einer Leibesflüssigkeit. In: Anat. Anz. Jahr. 6. 1891. p. 484—489. 7 Fig.

Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. d. Senckenberg. Naturf. Gesellsch. Bd. X. 1876.

Derselbe, Ueber die sogenannten Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verhandlungen des naturwissensch. medicinischen Vereins zu Heidelberg. N. F. IV. Bd. 5. Heft.

Derselbe, Ueber die Structur des Protoplasma. Verh. der deutschen zoolog. Gesellsch. zu Leipzig. 1891.

Carnoy J. B, La cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule. T. I. 1885.

Derselbe, La segmentation chez les nématodes. La Cellule. T. III. fasc. I. 1886.

A. Dehler, Beitrag zur Kenntniss vom feineren Bau der sympathischen Ganglienzelle des Frosches. A. f. mikr. An. Bd. 46.

Dostojewsky, Eine Bemerkung zur Furchung der Eier der Ascaris megalocephala. Anat. Anzeig. Bd. III. Nr. 22.

Drüner, Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. Jen. Z. 29.

Eismond, Einige Beiträge zur Kenntniss der Attractionssphären und der Centrosomen. Anatom. Anzeiger. 1894.

R. v. Erlanger, Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden. Biol. Centralblatt. Bd. 15. 1895. (Zool. Centralbl. II. p. 705. Autorreferat.)

Derselbe, Zur Befruchtung des Ascaris-Eies nebst Bemerkungen über die Structur des Protoplasmas und des Centrosomas. Vorl. Mitth. Zoologischer Anzeiger. XIX. 1896.

Derselbe, Neuere Ansichten über die Structur des Protoplasmas, die karyokinetische Spindel und das Centrosom. Zool. Centralbl. III. 1896.

Derselbe, Zur Kenntniss des feineren Baues des Regenwurmhodens und der Hodenzelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47.

Derselbe, Die neuesten Ansichten über die Zelltheilung und ihre Mechanik. Zool. Centralbl. 3 Jhg. Nr. 2. p. 41—56. Mit 12 Fig. 1896.

G. W. Field, On the Morphology and Physiology of the Echinoderm Spermatozoon. Journal of Morphology. XI. 1895.

Fick, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotl-Eies. Verhandlungen d. Anat. Gesellschaft in Göttingen. 1893. p. 120.

Derselbe, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie. Bd. 56. 1893.

W. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.

Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen II, III. Arch. f. mikr. Anatomie XIX, XX, XXIX. 1880, 1881, 1887.

Derselbe, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle, II Theil. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XXXVII. 1891.

Derselbe, Intercellularbrücken des Epithels und ihr Inhalt. Anat. Hefte. Heft XVII. (VI. Bd. Heft I.)

Derselbe, Ueber Theilung und Kernformen bei Leukocyten und deren Attractionssphäre. A. f m. A. Bd. 37.

Derselbe, Zelle. Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgeschichte. Bd. III (1893). Bd IV (1894).

Derselbe, Zur Mechanik der Zelltheilung. A. f. mikr. An. Bd. 46.

A. van Gehuchten, Nouvelles observations sur la vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megalocephala. Anat. Anz. II Jahrg. Nr. 25. 25. Nov. 1887.

Derselbe, Observations sur la vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris meg. Tagebl. d. 60. Naturforscherversammlung zu Wiesbaden. 1887. pag. 250.

Häcker, Ueber den heutigen Stand der Centrosomenfrage. Verh. d. deutschen zoologischen Gesellschaft zu München. 1894.

Hansemann, Ueber Centrosomen und Attractionssphären in ruhenden Zellen. Anatomischer Anzeiger. 8. Jahrg. 1893. Nr. 2 und 3.

M. Heidenhain, Ueber Kern und Protoplasma. Leipzig. Wilh. Engelmann. 1892.

Derselbe, Neue Untersuchungen üb. die Centralkörper und ihre Beziehung zum Kern und Zellenprotoplasma. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 43. 1894.

Derselbe, Cytomechanische Studien. Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen. I. Bd. 4 Heft. 1895.

H. Henking, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten I, II, III. Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. Bd. 50, 51, 54. 1890, 1891, 1892.

Derselbe, Ueber plasmatische Strahlungen. Verhandl. d. deutschen Zoolog. Gesellschaft in Leipzig. 1891.

Henneguy, Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. Journ. de l'Anatomie. XXVII année.

Herla V., Etudes de variations de la mitose chez l'Ascaride Mégalocephale. In: Arch. Biol. T. 13. 1895. p. 423—520. 6 Tafeln.

Hermann, Beiträge zur Histologie des Hodens. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXXIV. 1889.

Derselbe, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXXVII.

O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1892.

Derselbe, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei den Nematoden. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXXIV. 1890.

R. Hertwig, Ueber Befruchtung und Conjugation. In: Verh. deutsch. Zool. Ges. Berlin 1892. p. 95—113.

Derselbe, Ueber Centrosoma und Centralspindel. Sitzungsber. d. Gesellsch. für Morphol. und Physiol. München 1895.

M. D. Hill, Notes of the fecundation of the Egg of Sphaerechinus granularis, and on the Maturation and fertilisation of the Egg of Phallusia mammillata. The quarterly journal of microscopical science. 1895.

Korschelt, Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Z. f. wiss. Zool. Bd. 60. 1895.

Kostanecki, Ueber die Schicksale der Centralspindel bei karyokinetischer Zelltheilung. Anatomische Hefte. 1892.

Derselbe, Badania nad zapłodnionemi jajkami jeżowców. Rozprawy Wydziału matem.-przyrodn. Akademii Umiejętności w Krakowie 1895. Deutsches Referat: Untersuchungen an befruchteten Echinodermen-Eiern im Anzeiger der Akademie d. Wissenschaften in Krakau. 4. Juni 1895.

K. Kostanecki und A. Wierzejski, Ueber das Verhalten der sog. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. A. f. mikr. Anatomie. Bd. 47. 1896.

Kostanecki, Ueber die Gestalt der Centrosomen im befruchteten Seeigelei. Anatom. Hefte. Bd. VII. Heft 2. 1896.

Kultschitzky N., Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megaloceph. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXI.

Lenhossék, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. A. f. mikr. An. Bd. 46.

E. L. Mark, Maturation, fecundation and segmentation of Limax campestris. Bulletin of the museum of comp. Zool. at Harward College Cambridge. Vol. VI. 1881.

A. D. Mead, Some observations on maturation and fecundation in chaetopterus pergamentaceus. Cuv. Journal of Morphology. Vol. X. Nr. 1. Boston, Janner 1895.

Meves, Ueber eine Metamorphose der Attractionssphäre in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44. 1894.

Derselbe, Ueber die Zellen des Sesambeins in d. Achillessehne des Frosches (Rana temporaria) und über ihre Centralkörper. Arch. f. mikr. An. Bd. 45. 1895.

Oscar Meyer, Celluläre Untersuchungen an Nematoden-Eiern. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 29. 1895.

Mitrophanow, Contributions à la division cellulaire indirecte chez les Sélaciens. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. XI. H. 7. 1894.

Niessing, Zellenstudien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46.

Platner, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXXIII. 1889.

Prenant, Le corpuscule central d'E. van Beneden dans les cellules séminales de la Scolopendre. Comptes rend. de la société de Biologie. 1892.

Derselbe, Sur le corpuscule central. Bulletin de la société des sciences de Nancy. 1894.

Derselbe, Contribution à l'étude de la division cellulaire. Archives de Physiologie. 1892.

Derselbe, L'origine du fuseau achromatique nucléaire dans les cellules séminales de la scolopendre. Comptes rendus de la soc. de Biol. 1892.

Rabl, Ueber Zelltheilung. Morph. Jahrbuch. Bd. X. 1885.

O. vom Rath, Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XL.

Derselbe, Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von Anilocra mediterranea. Leach im Speciellen und die Amitosenfrage im Allgemeinen. Z. f. wiss. Zool. Bd. 60. 1895.

Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Z. f. wiss. Zool. Bd. 57.

Rawitz, Centrosom und Attractionssphäre in den ruhenden Zellen des Salamanderhodens. A. f. mikr. Anat. Bd. 44.

Derselbe, Untersuchungen über Zelltheilung. A. f. m. An. Bd. 47. Heft 2.

F. Reinke, Zellstudien I, II., Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 43, 44. 1894.

Derselbe, Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen. Sitzungsber. d. königl. Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, physik.-mathem. Klasse. 20. Juni 1895.

Rompel, Kentrochona Nebaliae, ein neues Infusor aus der Familie der Spirochoninen, zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Kerntheilung und dem Centrosoma. Z. f. wiss. Zool. Bd. 58. 1894.

Rückert J., Die Befruchtung des Selachiereies. Anatomischer Anzeiger. Bd. VI. 1891.

Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei den Selachiern. Anat. Anzeiger. Bd. VII. 1892.

Derselbe, Zur Befruchtung von Cyclops strenuus. Anat. Anzeiger. Bd. 10. 1895. Nr. 22.

Sala, Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruch-

tung des Eies von Ascaris megalocephala. Arch. für mikroskop. Anatomie. 1895.
G. Schloter, Zur Morphologie der Zelle. A. f. mikr. Anat. Bd. 44.
Siedlecki, O budowie leukocytów jaszczurów i podziale ich jader. Rozprawy Wydziału przyrodniczo-matematycznego Akademii Umiejętności w Krakowie 1895. T. 2.
Sobotta, Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.
Derselbe, Die Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus. Anatom. Anzeiger. Bd. XI. 1895.
O. Van der Stricht, Contribution à l'étude de la sphère attractive. Bulletin de l'Acad. roy de Belgique. T. XXIII, 1892.
Derselbe, De l'origine de la figure achromatique de l'ovule en mitose chez le Thysanozoon Brocchi. Verhandlungen der Anatom. Gesellschaft auf der Versammlung in Strassburg 1894. Fischer, Jena.
Derselbe, La maturation et la fécondation de l'oeuf d'amphioxus lanceolatus. Bulletin de l'académie royale de Belgique. 3 ser. T. XXX. 1895.
Derselbe, Le premier amphiaster de rebut de l'ovule de Thysanozoon Brocchi. Bibliographie anatomique Nr. 1. 1896.
Derselbe, Anomalies de la formation de l'amphiaster de rebut. Bibliographie anatomique Nr. 1. 1896.
Vialleton, La division indirecte des cellules. Revue scientifique 1892.
Vejdovsky, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Heft I. Reifung, Befruchtung und Furchung des Rhynchelmis-Eies. Prag 1888.
Waldeyer, Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XXXII. 1888.
Derselbe, Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. Deutsch. med. Wochenschr. 1895.
Wasielewsky V., Die Keimzone in den Genitalschläuchen von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI. 1893.
Watasé, Homology of the Centrosome. Journ. of Morphology V. 8. 2.
W. M. Wheeler, The behavior of the centrosomes in the fertilized egg of Myzostoma glabrum. L. Journal of Morphology. Vol. X. Nr. 1. Boston, Janner 1895.
E. B. Wilson and A. P. Mathews, Maturation, fertilization and polarity in the echinoderm egg. New light on the „quadrille of the centers.“ Journal of Morphology. Vol. 10. Nr. 1. 1895.
E. B. Wilson, Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the Sea-Urchin Egg. Journal of morphology. XI. 1895.
Zacharias, O., Ueber die feineren Vorgänge bei der Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala. Zool. Anzeiger. X. Jahrg. Nr. 247. 28. März 1887.
Derselbe, Neue Untersuchungen über die Kopulation der Geschlechtsprodukte etc. bei Ascaris megalocephala. Arch. für mikr. Anat. Bd. 30. 1887.

Derselbe: Die Befruchtungserscheinungen am Ei von Ascaris megaloceph. Anat. Anz. II. Jahrg. Nr. 26. 1. Dec. 1887.

Derselbe: Ueber Abtötung und Färbung der Eier von Ascaris megaloceph. Anat. Anz. III. Jahrg. Nr. 1. 1. Jan. 1888.

Derselbe: Ueber Abweichungen vom Typus bei Konjugation der Geschlechtskerne. Anat. Anz. III. Jahrg. Nr. 2 u. 3. 18. Jan. 1888.

Ziegler: Untersuchungen über die Zelltheilung. Verhandl. der deutschen Zoologischen Gesellschaft zu Strassburg. 1895.

Zimmermann: Studien über Pigmentzellen. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXXXI.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel X und XI.

Fig. 1—25. Schnittpräparate von Ascar. megaloceph. Zeiss-Apochromat. homog. Immers 2,00—1,30, Oc. 6.

Fig. 1. Befruchtetes Ei. Sublimat. Eisen-Hämatoxylin.

Fig. 2. Befruchtetes Ei. Sublimat. Eisen-Hämatoxylin. Von den Geschlechtskernen ist nur einer im Schnitte zu sehen.

Fig. 3. Befruchtetes Ei. Alcohol. Sublimat. Acid. aceticum glaciale. Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin.

Fig. 4. Befruchtetes Ei. Sublimat. Alcohol. Acidum aceticum glaciale. Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin. Einer von den Geschlechtskernen ist nur angeschnitten. Von der dicentrischen Strahlung ist nur ein Pol zu sehen.

Fig. 5. Befruchtetes Ei. Alcohol. Sublimat-Eisessig. Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin.

Fig. 6. Befruchtetes Ei. Sublimat. Eisen-Hämatoxylin. Die beiden protoplasmatischen Höfe liegen nicht in einer Ebene, weswegen der tiefer gelegene in der Zeichnung blasser wiedergegeben ist.

Fig. 7. Alcohol absolutus. Sublimat. Eisessig. Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin. Eine von den beiden ersten Furchungskugeln.

Fig. 8. Wie Fig. 7.

Fig. 9. Alcohol absolut. Sublimat. Eisessig. Bordeaux-Eisen-Haematoxylin. Befruchtetes Ei.

Fig. 10. Wie Fig. 9.

Fig. 11. Alcohol absolutus. Sublimat. Acid. acet. glaciale. Eisen-Hämatoxylin. Eine von den beiden ersten Furchungskugeln.

Fig. 12. Alcohol. Sublimat. Eisessig. Bordeaux - Eisen - Hämatoxylin. Eine von den drei ersten Furchungskugeln.

Fig. 13. Alcohol absol. Sublimat. Eisessig. Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin. Zwei von den drei ersten Furchungskugeln. In der einen ist nur ein Polkörper mit der Strahlung zu sehen.

Fig. 14. Alcohol abs. Subl. Eisessig. Eisen-Hämatoxylin. Eine von den drei ersten Furchungskugeln.

Fig. 15. Alc. abs. Subl. Eisessig. Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin. Eine von den drei ersten Furchungskugeln.

Fig. 16. Alc. abs. Sublim. Eisessig. Eisen-Hämatoxylin. Stadium von vier Furchungskugeln.

Fig. 17. Alc. abs. Sublimat. Eisessig. Eisen - Hämatoxylin. Stadium von vier Furchungskugeln. Drei Furchungskugeln so angeschnitten, dass nur ihre Polkörper nebst Strahlung zu sehen sind.

Fig. 18—25. Alc. abs. Sublimat. Eisessig. Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin. In den Zeichnungen sind die einzelnen Theile in der Farbe wiedergegeben, in welcher sie im mikroskopischen Bilde erschienen.

Fig. 18. Befruchtetes Ei mit einfachem protoplasmatischen Hof und einfachem Centralkörper.

Fig. 19. Befruchtetes Ei. Die beiden Geschlechtskerne zu einem gemeinsamen Furchungskerne verschmolzen.

Fig. 20, 21 und 22. Befruchtete Eier.

Fig. 23. Die beiden ersten Furchungskugeln.

Fig. 24. Die beiden ersten Furchungskugeln.

Fig. 25. Die beiden ersten Furchungskugeln.

Fig. 26, 27, 28, 29, 30, 31. Nach Eiern in toto gezeichnet. Sublimat. Böhmersches Hämatoxylin. Glycerin. Zeiss. Homog. Immers. 2,00, 1,30. Oc. 4.

Fig. 32, 33, 34, 35. Ascaris megalocephala. Nach Eiern in toto gezeichnet. Alcoh. abs. Sublim. Eisessig. Böhmersches Hämatox. Glycerin. Zeiss. Apochr. homog. Immers. 2,00, 1,00. Oc. 4.

Fig. 36—47. Physa fontinalis. Schnittpräparate. Salpetersäure. Eisen-Hämatoxylin. Entworfen mit Seibert. Apochrom. homog. Immersion 2,00—1,30. Oc. 4. Die Details untersucht mit Zeiss Apochr. homog. Immers. 2,00—1,30. Oc. 4 und 6.

Fig. 36. Befruchtetes Ei. Die zum inneren Pol der zweiten Richtungsspindel zugehörige Strahlung mit Mikrosphäre und Centralkörper. Die Strahlen deutlich mikrosomal.

Fig. 37. Befruchtetes Ei. Die zum inneren Pol der zweiten Richtungsspindel zugehörige Strahlung mit Mikrosphäre und Centralkörper.

Fig. 38a. Befruchtetes Ei. Die zum inneren Pol der zweiten Richtungsspindel zugehörige Strahlung mit Mikrosphäre und Centralkörper. Die Strahlen verlaufen zum Theil gebogen.

Fig. 38b. Ein Stück desselben Präparats unter stärkerer Vergrösserung. (Zeiss Apochr. homog. Immers. 2,00—1,30. Ocul. 8).

Fig. 39. Befruchtetes Ei. Die zum inneren Pol der ersten Richtungsspindel zugehörige Strahlung mit Mikrosphäre und zwei Centrosomen. Ausserdem die Chromosomen des betreffenden Diasters.

Fig. 40. Reconstructionsbild. Befruchtetes Ei mit erstem Richtungskörper, zweiter Richtungsspindel im Muttersternstadium. Am inneren Pol Mikrosphäre, die einfache Spermastrahlung vom Spermakern entfernt.

Fig. 41. Reconstructionsbild. Befruchtetes Ei mit erstem Richtungskörper, zweiter Richtungsspindel (die Chromosomen im Muttersternstadium nicht eingezeichnet). An beiden Polen Mikrosphäre, Spermastrahlung mit zwei Centrosomen, welche durch eine minimale Centralspindel verbunden sind. Die Strahlen der Richtungsspindel sowie der Spermastrahlen sind deutlich mikrosomal.

Fig. 42. Befruchtetes Ei. Reconstructionsbild. Erste Richtungsspindel. Die Spermastrahlung weit vom Spermakern entfernt. Zwei Centrosomen mit deutlicher Centralspindel.

Fig. 43. Befruchtetes Ei. Nach einem Schnitt gezeichnet. Oben innerer Pol der zweiten Richtungsspindel mit Mikrosphäre um den Centralkörper. Unten Spermastrahlung mit einfachem Centralkörper.

Fig. 44. Reconstructionsbild. Befruchtetes Ei. Die beiden Geschlechtskerne berühren sich. Doppelte Strahlung.

Fig. 45. Befruchtetes Ei. Nach einem Schnitt gezeichnet. Spermakern mit dem einen Pol der doppelten Strahlung.

Fig. 46. Nach einem Schnitt gezeichnet. Die beiden Geschlechtskerne berühren sich. In der Kopulationsebene zu beiden Seiten der Geschlechtskerne minimale Strahlung mit winzigen Centralkörpern. Oben zwei Richtungskörper.

Fig. 47. Fünf Furchungskugeln von Physa fontinalis im Blastulastadium. Böhmer'sches Hämotoxylin. In den drei grösseren Zellen neben dem Kern Strahlung, in der mittleren Zelle einfach, in den beiden seitlichen doppelt.

Fig. 48 und 49. Leukocyten aus der lymphatischen Randschicht der Leber von Salamandra maculosa. Sublimat mit Salpetersäure. Bordeaux-Eisen-Hämatox. Zeiss. Apochr. homog. Immers. 2,00, 1,30. Entworfen mit Ocular 12. Untersucht mit Ocular 6.

Fig. 50. Leukocyt aus der Milz von Proteus. Sublimat mit Salpetersäure. Bordeaux-Eisen-Hämatox. Zeiss. Apochr. homog. Immers. 2,00, 1,30. Entworfen mit Ocular 12. Untersucht mit Ocular 6.

Fig. 40. Reconstructionsbild. Befruchtetes Ei mit erstem Richtungskörper, zweiter Richtungsspindel im Muttersternstadium. Am inneren Pol Mikrosphäre, die einfache Spermastrahlung vom Spermakern entfernt.

Fig. 41. Reconstructionsbild. Befruchtetes Ei mit erstem Richtungskörper, zweiter Richtungsspindel (die Chromosomen im Muttersternstadium nicht eingezeichnet). An beiden Polen Mikrosphäre, Spermastrahlung mit zwei Centrosomen, welche durch eine achromatische Centralspindel verbunden sind. Die Strahlen der Richtungsspindel sowie der Spermastrahlen sind deutlich mikrosomal.

Fig. 42. Befruchtetes Ei. Reconstructionsbild. Erste Richtungsspindel. Die Spermastrahlung weit vom Spermakern entfernt. Zwei Centrosomen mit deutlicher Centralspindel.

Fig. 43. Befruchtetes Ei. Nach einem Schnitt gezeichnet. Oben innerer Pol der zweiten Richtungsspindel mit Mikrosphäre um den Centralkörper. Unten Spermastrahlung mit einfachem Centralkörper.

Fig. 44. Reconstructionsbild. Befruchtetes Ei. Die beiden Geschlechtskerne berühren sich. Doppelte Strahlung.

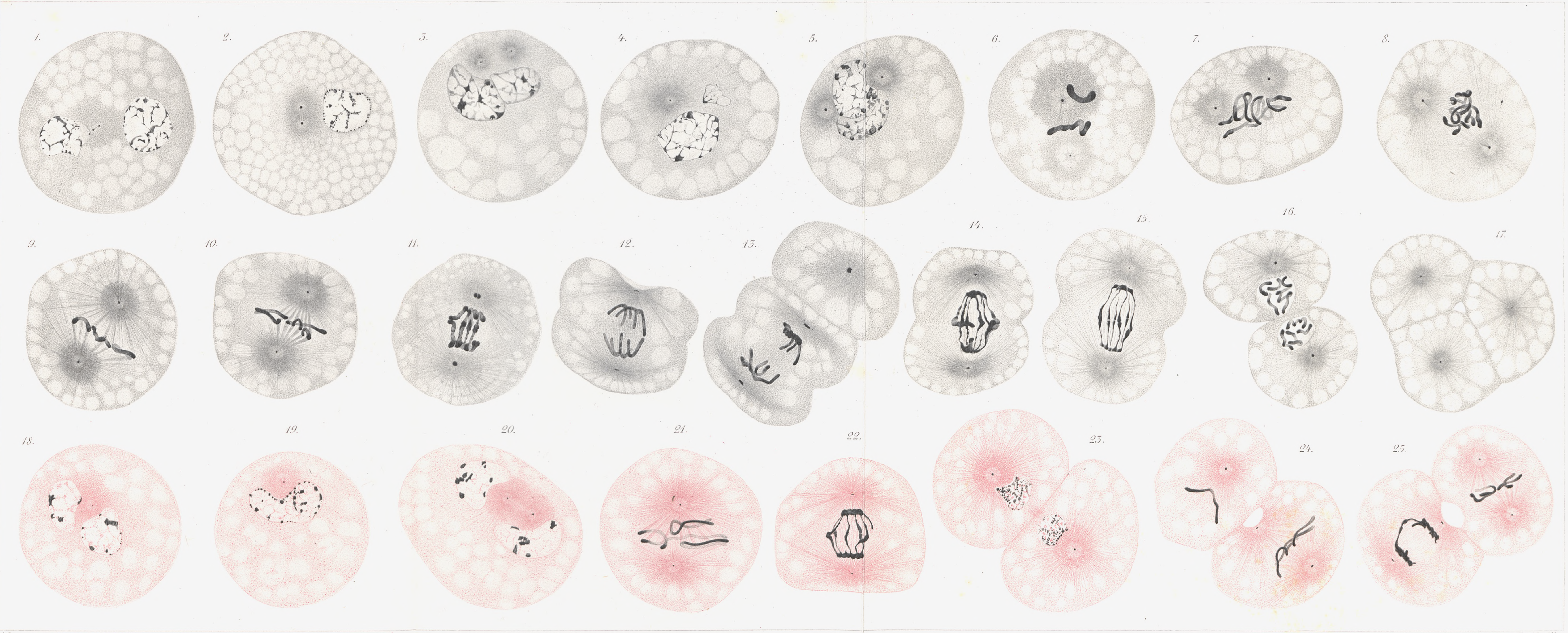
Fig. 45. Befruchtetes Ei. Nach einem Schnitt gezeichnet. Spermakern mit dem einen Pol der doppelten Strahlung.

Fig. 46. Nach einem Schnitt gezeichnet. Die beiden Geschlechtskerne berühren sich. In der Kopulationsebene zu beiden Seiten der Geschlechtskerne laminale Strahlung mit winzigen Centralkörpern. Oben zwei Richtungskörper.

Fig. 47. Fünf Furchungskugeln von Physa fontinalis im Blastulastadium. Böhmer'sches Hämatoxylin. In den drei grösseren Zellen neben dem Kern Strahlung, in der mittleren Zelle einfach, in den beiden seitlichen doppelt.

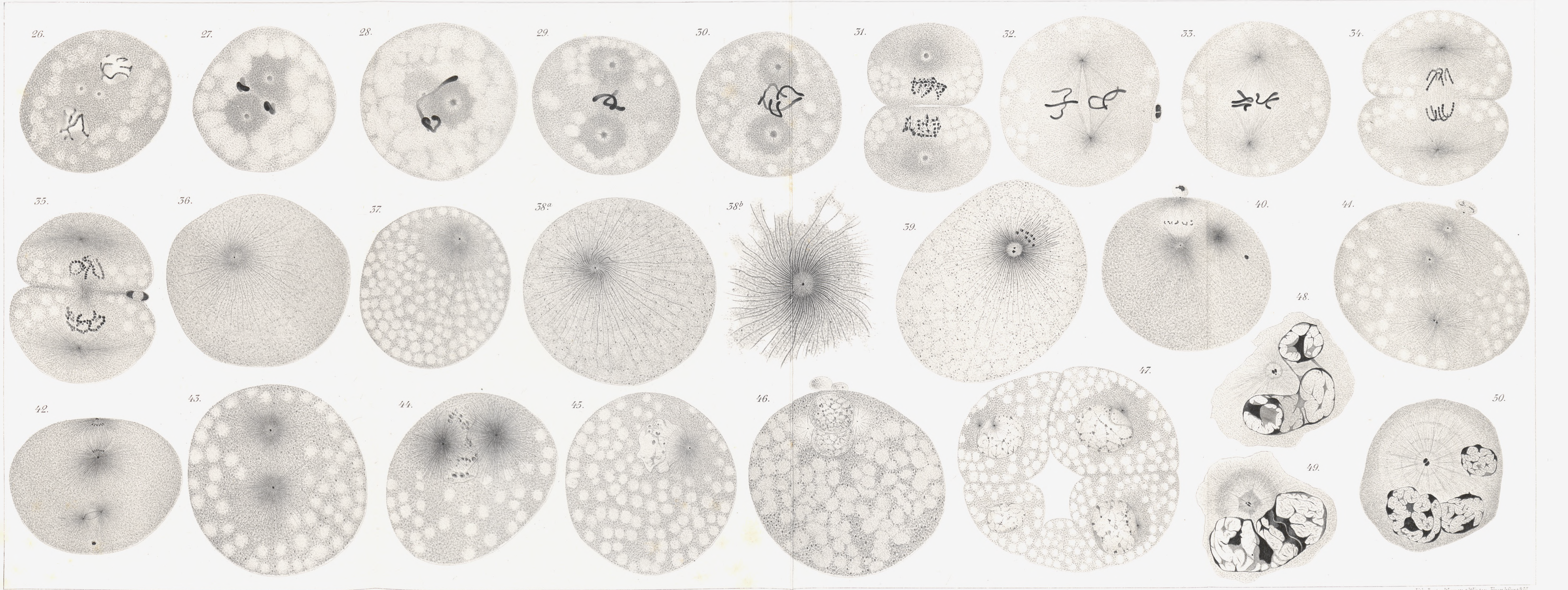
Fig. 48 und 49. Leukocyten aus der lymphatischen Randschicht der Leber von Salamandra maculosa. Sublimat mit Salpetersäure. Bordeaux-Eisen-Hämatox. Zeiss. Apochr. homog. Immers. 2.00, 1.30. Entworfen mit Ocular 12. Untersucht mit Ocular 6.

Fig. 50. Leukocyt aus der Milz von Proteus. Sublimat mit Salpetersäure. Bordeaux-Eisen-Hämatox. Zeiss. Apochr. homog. Immers. 2.00, 1.30. Entworfen mit Ocular 12. Untersucht mit Ocular 6.



J. Baracz ad nat. del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



J. Barącz ad nat. del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.